

SÉRIE A, N° 3703

N° D'ORDRE :

4554

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

HABIB A. ZUBERI

1^{re} THÈSE. — L'ANATOMIE COMPARÉE DU CERVEAU CHEZ LES
TERMITES EN RAPPORT AVEC LE POLY-
MORPHISME.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 27 mai 1961 devant la Commission d'examen.

MM. GRASSÉ	<i>Président.</i>
NOIROT	} <i>Examineurs.</i>
BERGERARD	

PARIS

Editions du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
105, Boulevard Raspail

1961

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen J. PÉRÈS

PROFESSEURS

G. JULIA	T	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	QUELET	T	Chimie organique.
DE BROGLIE	T	Théories physiques.	CAGNIARD	T	Géophysique appliquée
PRENANT	T	Anatomie et Histologie comparées.	CHAMPETIER	T	Chimie macromoléc.
PÉRÈS	T	Mécanique des fluides et applications.	CUVILLIER	T	Micropaléontologie.
BOURCART	T	Géographie physique et Géologie dynamique.	JUNG	T	Pétrographie.
PLANTEFOL	T	Botanique.	TRILLAT	T	Microscopie et diffract. électronique.
GRASSÉ	T	Évolution des êtres organisés.	WIEMANN	T	Chimie organique et structurale.
PRÉVOST	T	Chimie organique.	JACQUINOT	T	Spectroscopie (Orsay).
BOULIGAND	T	Analyse appliquée à la Géométrie.	VASSY	T	Physique de l'atmosphère.
CHAUDRON	T	Chimie appliquée.	DESTOUCHES	T	Théories physiques.
WYART	T	Minéralogie et Cristallographie.	PRUVOST	T	Géologie.
TEISSIER	T	Zoologie.	AMIEL	T	Chimie des solides.
MANGENOT	T	Biologie végétale (Orsay).	HUGART	T	Minéralogie et Cristallographie.
AUGER	T	Physique quantique et Relativité.	J.-P. MATHIEU	T	Recherches physiques.
MONNIER	T	Physiologie des fonctions.	COITEAUX	T	Biol. animale (P.C.B.).
PIVETEAU	T	Paléontologie.	MAY	T	Zoologie (Orsay).
ROCARD	T	Physique (E.N.S.).	CHOQUET	T	Théor. des fonctions et Topologie.
CARTAN	T	Mathématiques (E.N.S.).	FELDMANN	T	Biol. végétale (P.C.B.).
LAFFITTE	T	Chimie générale.	GUINIER	T	Physique des Solides (Orsay).
FAVARD	T	Géométrie supérieure.	JOST	T	Physiologie comparée.
COULOMB	T	Physique du Globe.	FORTET	T	Calcul des probabilités.
M ^{lle} COUSIN	T	Biologie.	SCHWARTZ	T	Calc. diff. et intégr.
CHRÉTIEN	T	Chimie minérale.	CROUARD	T	Physiologie végétale.
DRACH	T	Zoologie.	MALAVARD	T	Aviation (Techn. aéronaut.).
KASTLER	T	Physique (E.N.S.).	PRELOT	T	Calcul différentiel.
EPHROSSI	T	Génétique.	NORMANT	T	Synthèse organique générale.
RIVIÈRE	T	Géologie (Orsay).	RÉNARD	T	Chimie (E.N.S.C.P.).
GAUTHERET	T	Biologie (P.C.B.).	BUYAT	T	Botanique (E.N.S.).
LUCAS	T	Recherches physiques.	DUGUÉ	T	Statistiques mathém.
THOMAS	T	Biol. cellulaire.	SOULAIRAC	T	Psychophysiologie.
ARNULF	T	Optique appliquée.	ULRICH	T	Physiologie végétale (E.N.S.).
MORAND	T	Physique Enseignement.	MARÉCHAL	T	Optique théorique et appliquée.
SOLEILLET	T	Physique (P.C.B.).	KIRRMANN	T	Théories chimiques.
FORTIER	T	Mécanique expérimentale des fluides.	CHADEFAUD	T	Botanique.
DANJON	T	Astronomie.	M ^{lle} LE BRETON ..	T	Physiologie.
PETIT	T	Biologie maritime.	SALEM	T	Mathématiques générales.
QUÉNEY	T	Météorologie et dynamique atmosphérique.	LELONG	T	Mathématiques générales.
GALLIEN	T	Embryologie.	DEVILLERS	T	Anatomie et Histologie comparées.
EICHORN	T	Biol. végétale (P.C.B.).	EHRESMANN	T	Topologie algébrique.
DE CUGNAC	T	Biol. végétale (S.P.C.N.).	FRANCON	T	Physique (S.P.C.N.).
M ^{lle} CAUCHOIS	T	Chimie physique.	GLANCEAUD	T	Géogr. physique et Géologie dynamique.
THELLIER	T	Physique du Globe.	GODEMENT	T	Mathématiques (M.P.C.).
L'HÉRITIER	T	Biologie générale (Orsay).	PISOT	T	Calcul des probabilités.
GRIVET	T	Radioélectricité (Orsay).	ROCH	T	Géologie.
PONCIN	T	Mécanique générale.	SCHATZMANN	T	Astrophysique.
DUBREIL	T	Arithmétique et théorie des nombres.	TERMIER	T	Paléontologie stratigraphique.

PROFESSEURS (*suite*)

ZAMANSKY	T	Mathématiques générales.	JULIA M.	Chimie organ. structu-
LENNUIER	T	Physique (P.C.B.).		rale.
RIZET	T	Génétique (Orsay).	LENDER	Biol. animale (S.P.C.N.)
ROUTHIER	T	Géologie appliquée.		(Orsay).
M ^{me} TONNELAT	T	Relativité.	MAGAT	Physico-chim. des rayon-
DIXMIER	T	Mathématiques (M.P.C.).		nements.
SOUCHAY	T	Chimie (P.C.B.).	M ^{lle} QUINTIN	T Électrochimie.
AIGRAIN	T	Électrotechn. générale.	MONOD	T Biochimie cellulaire.
BRUSSET		Chimie minérale.	BENOIT	T Physiologie animale (Or-
M. LÉVY	T	Physique théorique des		say).
		hautes énergies (Or-	DE POSSEL	T Analyse numérique.
		say).	CHARLOT	T Chimie analytique.
M ^{me} CHAIX	T	Chimie biologique.	HAÏSSINSKY	T Radiochimie.
M ^{me} HUREL-PY		Biol. vég. (P.C.B.).	LEMÉE	T Physiologie (B.M.P.V.)
PIAUX	T	Chimie (S.P.C.N.).		(Orsay).
BRUN	T	Mécanique expérimen-	GUÉRIN	T Chimie (Orsay).
		tales des fluides.	CHATELET M.	Chimie (P.C.B.).
LEDERER	T	Chimie biologique.	JEAN	Physique (Orsay).
M ^{me} DUBREIL	T	Mathématiques (Agrég.).	MATTLER	T Physique (Orsay).
M ^{me} LELONG	T	Mathém. (E.N.S.).	MICHEL Louis	Physique théorique (Or-
BELLAIR	T	Géologie (S.P.C.N.).		say).
COTTE	T	Physique (M.P.C.).	RUMPF	Chimie (P.C.B.).
DUBOIS J. E.	T	Chimie (M.P.C.).	BERGERARD	Biochimie animale (S.P.
LAMOTTE	T	Zoologie (E.N.S.).		C.N.) (Orsay).
MICHEL André ...	T	Chimie minérale (Or-	PERTEIN	Électronique (Orsay).
		say).	BOUSSIÈRES	Chimie des Radioélé-
OLMER	T	Énergétique générale.		ments (Orsay).
ROUAULT	T	Physique.	M ^{me} COUTURE	Thermodynamique et
GAUTHIER	T	Mécanique appliquée.		Mécanique physique.
BARCHÉVITZ	T	Chimie physique.	ELLENBERGER	Géologie appliquée.
BRUSSEL	T	Physique atomique.	FRANC	Biochimie animale (P.C.B.).
RUSEY		Biol. animale (P.C.B.).	SCHNELL	Botanique tropicale (Or-
CAMUS		Biol. végétale (P.C.B.).		say).
CASTAING	T	Physique (Orsay).	STOLKOWSKI	Biochimie animale (P.C.B.).
CURIEN	T	Minéralogie et Cristal-	ACHER	Chimie biolog. (Orsay).
		lographie.	BAUDOUIN	Biologie.
MOYSE	T	Physiol. vég. (Orsay).	BEAUMONT	Biochimie animale
PANNETIER	T	Chimie (Orsay).	BLAMONT	Géophysique Ionosphère.
POSSOMPES	T	Biol. animale (P.C.B.).	BOURREAU	Biol. végétale (S.P.C.N.)
PULLMAN		Chimie théorique.		(Orsay).
TEILLAC	T	Physique nucléaire et	CURIE D.	Physique (M.G.P.).
		Radioactivité (Orsay).	DURAND-DELGA ...	Géologie.
TONNELAT		Biol. physico-chimique.	FRÉON	Chimie organique (Or-
VILLE	T	Econométrie.		say).
WILLEMART		Chimie (P.C.B.).	HELLER	Physiologie végétale.
DODÉ	T	Chimie (Orsay).	TORTRAT	Calcul des probabilités.
FREYMAN	T	Physique (S.P.C.N.).	CAILLEUX	Géologie (S.P.C.N.).
GUINOCHE	T	Biol. vég. (Orsay).	MAGNAN	T Physique (P.C.B.).
ROLLET	T	Chimie (P.C.B.).	DAUDEL	Mécanique ondulatoire
M ^{lle} JOSIEN	T	Chimie (P.C.B.).		appliquée à la Chimie
CHEVALLEY	T	Géométrie algébrique et		théorique et à la Phys-
		théorie des groupes.		ique nucléaire.
ARNOULT	T	Électronique (Orsay).	M ^{lle} FOURCROY ...	Biol. végétale (S.P.C.N.).
CHAPPELLE	T	Physique (Orsay).	BARRAUD	Physiologie cellulaire.
DELANGE	T	Mathématiques (Orsay).	NOIRO	Évolution des êtres orga-
DENY	T	Mathématiques généra-		nisés.
		les (Orsay).	M ^{me} FOURES-BRUBAT	T Mécanique analytique et
GERMAIN	T	Mécanique théorique des		Mécanique céleste.
		fluides.	M ^{lle} VEIL	Physiologie générale.
LUCAS G.	T	Géologie.	LWOFF	T Microbiologie.
ALLAUD	T	Chimie physique.	SIESTRUNCK	T Mécanique physique et
BERTHELOT	T	Physique fondamentale		expérimentale.
		des hautes énergies	LACOMBE	T Métallurgie (Orsay).
		(Orsay).	ÉROCHARD	T Physique (P.C.B.) (Orsay)
BRICARD	T	Météorologie.	CABANNES	T Mécanique générale.
M ^{me} ALBE-FESSARD.		Psychophysiologie.	LESIEUR	T Mathématiques (M.P.C.)
FRUEL		Physique des Solides		(Orsay).
		(Orsay).	MAZET	T Mécanique générale (Or-
				say).

Secrétaire Général R. POUILLAIN.



" L ' ANATOMIE COMPAREE DU CERVEAU CHEZ LES TERMITES EN
RAPPORT AVEC LE POLYMORPHISME " .

INTRODUCTION ET HISTORIQUE :

Pour mieux comprendre le comportement des animaux, l'homme a toujours cherché à connaître la structure de leur cerveau, centre principal de commande et de coordination de leurs diverses activités. Les Insectes, à cause de leur mode de vie multiples et variées ont attiré tout particulièrement son attention. Les Insectes sociaux, avec leur vie hautement coordonnée et leur division en castes s'adonnant à des tâches diverses, ont fait l'objet de nombreuses études. De telles études n'ont pas laissé de côté l'anatomie du cerveau.

Nous connaissons, en effet, l'anatomie du cerveau des Insectes en général et des Termites en particulier grâce aux auteurs de la fin du XIX^e siècle et à ceux du début du XX^e siècle. Parmi ceux-ci les plus importants sont DUJARDIN (1850), PACKARD (1880), VIALLANES (1886), KENYON (1896), HALLER (1904), BERLESE (1909), HOLMGREN (1909), KUHNLE (1913), VON ROSEN (1913), THOMPSON (1919), SNODGRASS (1926, 1935), HANSTRÖM (1928, 1940)...

Aucun de ces auteurs, à l'exception de THOMPSON, qui s'est intéressé à la seule ^{espèce} Leucotermes flavipes Koller, n'a traité l'anatomie comparée du cerveau en rapport avec le polymorphisme de l'ensemble des Isoptères ; de plus " parmi tous les Insectes sociaux, les Termites sont ceux qui présentent les cas les plus variés et les plus complexes de polymorphisme " (NOIROT, 1955). Or le déterminisme des diverses castes semble être, en grande partie, le résultat de " l'effet de groupe " qui agit par l'intermédiaire du système nerveux (GRASSE, 1946). Il nous a donc paru souhaitable d'aborder une telle étude.

En outre, nous avons examiné les connexions nerveuses fibrillaires du cerveau des Termites qui n'avaient pas été étudiées à fond par les auteurs précédents. Seul HANSTRÖM (1930) a décrit ces connexions chez les Termopsis (=Zootermopsis) nevadensis HOLMGREN.

Jetons un coup d'oeil sur les travaux de ces grands pionniers. DUJARDIN (1850), le premier, appela corps pédonculés les organes actuellement connus sous ce nom. Les ayant examinés par simple dissection, il en conclut que ces corps sont plus grands chez les Abeilles, les Bourdons, les Fourmis et les Guêpes que chez les Hannetons. Cette conclusion est parfaitement exacte. L'auteur, cependant, ne put décrire les autres parties du cerveau, fautes de moyens techniques suffisants (absence de micro-

tome). Il commit une erreur : celle de vouloir comparer le cerveau des Insectes à celui des Vertébrés et des Mammifères ; ce fut la source, pour lui-même et pour ses successeurs, de grandes difficultés d'interprétation.

PACKARD (1881), éditeur de l'"American Naturalist", consacra deux mémoires à la structure du cerveau des Locustes. Il décrivit sous le nom de "central body" une structure appelée "corpus centrale" par FLOGEL et NEWTON. Il examina des coupes épaisses de 40 microns. Dans le deuxième mémoire, il décrivit la structure du cerveau chez les larves et nymphes des Locustes. Il appela "commissural lobes" les lobes tritocérébraux, mais donna à juste titre le nom de "mushroom body" à l'ensemble des corps pédonculés, y compris les bases ou trabeculi, the double stalk and the cap or Calyx", contrairement à NEWTON qui limite le terme au seul "cap" ou "calyx". Les découvertes de PACKARD, si elles sont incomplètes, sont cependant d'une grande utilité.

Avec les recherches du grand naturaliste VIALLANES (1886/1887), notre connaissance de la structure du cerveau progressa considérablement. Dans ses mémoires sur les Criquets et les Guêpes, il décrivit en détail la forme des corps pédonculés, de leurs racines, du corps central et des commissures du cerveau. Il employa, le premier, le terme de tritocérébron qui fut accepté par ses successeurs. Il décrivit également quelques connexions nerveuses chez les Guêpes (Vespa crabo et Vespa vulgaris). Les termes de "poutres" et "corps antérieurs" utilisés par cet auteur, furent remplacés par la suite, respectivement, par racines postérieures et racines antérieures.

Nous devons, à KENYON (1897), la connaissance de la structure du cerveau chez les Abeilles. Cet auteur employa, avec succès, le bichromate d'argent dans l'examen histologique. Son travail mérite nos éloges. Le terme ventr -cérébron, désignant le ganglion sous-oesophagien, ne fut pas retenu par les successeurs de KENYON.

HALLER (1904 et 1907), le célèbre naturaliste allemand s'intéressa au syncérébron (ganglion sous-oesophagien) de quelques Hyménoptères, Diptères et à celui de Blatta orientalis. Il décrivit les principaux nerfs issus du cerveau. Son observation, à savoir, que les nerfs de TOMOSVARY (nerfs ocellaires) partent du tritocérébron, fut corrigée par REITZENSTEIN (1906) qui montra que ces nerfs étaient en réalité issus de protocérébron. C'est à HALLER qu'on doit les termes pars intercerebralis antérieure et pars intercerebralis lateralis.

BERLESE (1909) fit une étude générale comparative de la structure du cerveau des insectes. Il mentionna également des filaments nerveux dans le cerveau.

HOLMGREN (1909) dans son immense travail sur les termites étudia aussi leur système nerveux. Il trouva des similitudes de structures entre le cerveau des termites et celui du Blaber et des Blatta, décrits par ses prédécesseurs. Il désigna

les calices par le terme de Markmassen. Les détails de la structure du cerveau donnés par HOLMGREN ont été, cependant, quelque peu modifiés par la suite et notre connaissance sur ce point a considérablement progressé depuis cet auteur.

KUHNLE (1913) entreprit l'étude d'Entermea pernanus f. aequatorianus HOLMGREN : la description du cerveau ainsi que les diagrammes s'y rapportant sont bien instructifs.

VON ROSEN (1913) étudia les organes visuels des Termites Calotermes flavicollis et Reticulitermes lucifugus ; il nous donna des précisions très intéressantes sur les centres visuels.

THOMPSON (1916) décrivit en détail le cerveau et la glande frontale de Reticulitermes flavipes. Nous allons souvent mentionner son travail dans les chapitres suivants.

Les livres de SNODGRASS, avec ses multiples références, nous ont rendu de grands services.

HANSTROM examina en détail le cerveau de Termopsis nevadensis et fit une étude comparative du cerveau, ainsi que les glandes endocrines des divers ordres des Ptérygotes inférieurs. Ses mémoires (1928-1940) sont d'une grande valeur scientifique et nous ont apporté une aide précieuse. Mais dans son volumineux travail d'ensemble (1940), il n'a consacré que quatre pages au cerveau des Isoptères.

Nous avons étudié les espèces suivantes, qui représentent des types variés de Termites, possédant un polymorphisme très accentué et n'avaient jamais été examinées auparavant, à l'exception de Mastotermes darwiniensis.

1 - Famille des Mastotermitidae :

Mastotermes
darwiniensis

FROGGATT

2 - Famille des Hodotermitidae :

Anacanthotermes
ochraceus

BURMEISTER

3 - Famille des Termitidae :

Microcerotermes edentatus

WASSMANN (Microcerotermitinae)

Ancistrotermes latinotus

SILVESTRI et A. crucifer

SJOSTEDT (Macrotermitinae)

Bollicositermes natalensis

HAVILLAND (Macrotermitinae)

Trinervitermes tchadensis

SJOSTEDT (Nasutitermitinae)

Nous avons traité principalement des différences intraspécifiques de la structure du cerveau et des différences interspécifiques en rapport avec le polymorphisme. De chaque famille, nous avons étudié les stades suivants : sexués, nymphes du dernier et de l'avant-dernier stade, grands soldats, petits soldats, soldats blancs, ouvriers de grande et de petite taille . Nous préciserons ultérieurement les castes examinées dans chaque espèce. De Mastotermes darwiniensis, nous avons examiné des ouvriers, et d'Anacanthotermes ochraceus BURMEISTER, nous avons étudié des sexués, des larves et des ouvriers, et des soldats.

Tout ce matériel nous a été fourni en abondance grâce à la collection du Laboratoire d'Evolution. Mlle CLEMENT a eu l'amabilité de nous donner des spécimens d'Anacanthotermes ochraceus BURMEISTER de son élevage.

METHODES ET TECHNIQUES .

Le matériel a été fixé dans le Bouin alcoolique, le Bouin aqueux et l'alcool formol. Le fixateur le plus employé a été le Bouin alcoolique. Avant de couper notre matériel, nous l'avons toujours traité à l'alcool butylique pendant dix à quinze jours, pour que la chitine du bouclier céphalique, ainsi ramollie, puisse être plus facilement entamée. Les coupes étaient exécutées en paraffine, en série, au moyen d'un microtome, et étaient épaisses de 5 à 7 μ .

Le collage sur les lames était fait, soit à l'albumen de Mayer, soit à la gélatine.

Nos préparations ont été colorées selon les quatre techniques suivantes :

- 1) par la triple coloration de PREMANT (Hématoxyline, éosine et vert lumière) ;
- 2) par le glychémalun et l'éosine ;
- 3) par le trioxyhématène et le picroindigocarmin ;
- 4) par l'imprégnation argentique de Bodian. Le premier colorant a été le plus employé et a donné des résultats très satisfaisants.

Pour éviter toute erreur d'observation, nous avons préparé plusieurs séries de coupes sériées de toutes les castes de chaque espèce.

L'ANALYSE QUANTITATIVE .

Les mesures, réalisées à l'aide d'un micromètre oculaire, concernent toujours les dimensions maximales (la longueur ainsi que la largeur) de l'organe étudié, et les valeurs retenues sont des moyennes établies sur plusieurs séries de préparations. D'autres organes ont été mesurés de la même façon et leur taille rapportée à celle du cerveau. Les valeurs ainsi obtenues permettent alors de montrer si un organe s'est agrandi ou au contraire a diminué par rapport au cerveau d'une caste à l'autre.

Nous allons suivre pour l'exposé de nos résultats le plan suivant.

Dans la première partie, nous traiterons d'une seule espèce de Termites :

Trinervitermes tchadensis SJOSTEDT. Cette espèce présente l'avantage de posséder des soldats nasuti : une telle espèce n'avait jamais été étudiée auparavant. De plus, du fait de l'énorme développement de la glande frontale, le cerveau des soldats a subi des modifications importantes.

La deuxième partie sera consacrée à l'étude comparative du cerveau de toutes les autres espèces mentionnées plus haut (différences interspécifiques et intraspécifiques).

Pour les détails nous renverrons le lecteur à la première partie.

La troisième partie inclura discussions, résumé et conclusion.

P R E M I E R E P A R T I E

" TRINERVITERMES TCHADENSIS SJOSTEDT "

Trinervitermes tchadensis appartient à la sous-famille des Nasutitermitinae de la famille des Termitidae. Cette sous-famille, qui correspond au "Syntermes Reihe" de Nil HOLMGREN (1911), était créée par HARE en 1937. Le genre Trinervitermes a été décrit par HOLMGREN ; il est répandu en Afrique et en Indo-Malaisie. Comme d'autres membres de cette sous-famille, il est caractérisé par la présence de soldats nasuti, qui possèdent des mandibules rudimentaires et dont la tête est prolongée par un rostre conique perforé. Ce rostre leur permet de projeter à distance la glu sécrétée par la glande frontale hypertrophiée.

Les Trinervitermes ont une vie bien organisée et hautement évoluée ; ils présentent un polymorphisme très accentué. Ainsi, on observe chez ces termites des adultes sexués ailés des soldats de grande et de petite taille et des ouvriers, également de grande et de petite taille. Il n'y a pas de néoténiques. Le développement des castes chez les Trinervitermes a été étudié par NOIROT (1955). Il a démontré que "Les soldats sont tous mâles tandis que les ouvriers sont pratiquement tous femelles". Leurs nidifications en Afrique ont été décrites par GRASSE (1949) et nous avons nous-même dans une note antérieure (ZUBERI, 1959) donné un résumé de la structure du cerveau de ces Termites.

Nous avons étudié le cerveau de nymphes du dernier stade et de l'avant-dernier stade, de grands soldats, de petits soldats et des soldats blancs et enfin des grands ouvriers et de petits ouvriers. Nous n'avons pu observer le cerveau des sexués fonctionnels (la reine et le roi) de Trinervitermes.

Le cerveau ou syncerebron se trouve dans la tête juste sous la paroi dorsale, au niveau des yeux, remplissant l'espace situé au-dessus de l'oesophage.

Avant de décrire le cerveau en détail, nous allons parler de la glande frontale qui se trouve en dehors et devant le cerveau, car son développement chez les soldats est corrélatif de modifications importantes de l'anatomie cérébrale.

LA GLANDE FRONTALE.

La glande frontale utilisée par les systématiciens dans la classification des Termites est située chez les Trinervitermes comme d'ailleurs chez les autres termites, sur la ligne médio-frontale de la tête.

LES SOLDATS .

La glande atteint une très grande taille relative chez les soldats de Trinervitermes. En effet, c'est chez eux que la glande en question est le plus développé (BONNEVILLE 1936) : elle remplit la plus grande partie de l'intérieur de la tête ; le cerveau, par suite, a subi dans cette caste des modifications considérables ; il a basculé vers l'avant et se trouve rejeté ventralement ; en même temps ses parties ventro-latérales sont bien éloignées l'une de l'autre. L'immense ampoule de la glande frontale se prolonge dans le rostre sous la forme d'un canal graduellement rétréci qui s'ouvre à l'extérieur par un pore situé à l'extrémité du rostre. Ce tube ou canal est visible dans un très grand nombre de coupes ; il occupe une position centrale et dorsale par rapport au cerveau. Dans les coupes des soldats, grands et petits, et dans celles des soldats blancs, la glande frontale apparaît formée de trois lobes qui se réunissent plus tard en un grand lobe unique occupant la cavité presque entière de la tête. La glande frontale atteint sa taille maximum chez les grands soldats ; chez les soldats blancs elle est relativement moins grande ; et chez les petits soldats, elle est relativement moins développée encore (allométrie minorante).

LES NYMPHES .

Chez les nymphes, la glande frontale est assez développée, mais beaucoup moins que chez les soldats. On voit deux petits lobes incomplètement séparés qui se réunissent. Le lobe ainsi formé s'ouvre à l'extérieur par un orifice médian.

LES OUVRIERS.

Chez les grands ouvriers de Trinervitermes, la glande frontale est encore moins développée que chez les nymphes. En effet, elle n'est pas fonctionnelle dans cette caste et son orifice externe n'est pas visible. Chez le petit ouvrier, qui est à l'origine des grands soldats, elle est à peu près aussi développée que chez les nymphes.

Quant à sa structure, la glande frontale comprend, dans toutes les castes de Trinervitermes :

- 1°) une couche de cuticule ;
- 2°) des cellules glandulaires ;
- 3°) des cellules columnaires ;
- 4°) une membrane basale ;

5°) des fibres musculaires (Fig.) Chez les soldats, la cavité interne forme de nombreux plis avant de devenir une grande ampoule.

LE CERVEAU OU SYNCEREBRON.

Le cerveau de Trinervitermes atteint sa taille maximum chez les nymphes du dernier et de l'avant-dernier stade ; il est plus petit chez le grand ouvrier, le grand soldat et le soldat blanc, et plus petit encore chez le petit ouvrier et le petit soldat. (C.f. table).

PHOTOCEREBRON.

Le protocérébron est l'élément principal du syncerebron. Il est la partie la plus développée du cerveau (et atteint sa taille maximum chez les nymphes de dernier et de l'avant-dernier stade ; c.f. table).

Comme chez les autres insectes, les lobes protocérébraux de deux côtés sont fusionnés et sont réunis par les trois commissures fibreuses horizontales, l'une qui joint la partie antérieure du protocérébron au-dessus du corps central - le pons cerebralis ou le pont cérébral supérieur. L'autre situé en-dessous de la première en forme d'un U renversé (∩), le pont cérébral inférieur et finalement, la troisième qui relie les deux parties ventrales du protocérébron au-dessous du corps central - la commissure ventrale.

I - LES LOBES OPTIQUES

LES NYMPHES DES SEXUES .

Chez les nymphes, on observe, de chaque côté de la masse protocérébrale, les trois parties des lobes optiques.

Le lobe externe ou masse médullaire externe (aussi appelé lamina ganglionaris et periopticon) s'étend de haut en bas ; il est étroit latéralement, ressemblant à un croissant incliné dorso-latéralement (fig.). Il est attaché à l'appareil optique (oeil composé) par l'intermédiaire de fibres post-rétiniennes. Ces fibres sont très serrées. On remarque deux faisceaux de fibres plus proéminentes que les autres, qui se rattachent dorsalement et ventralement à la masse optique externe. Avant d'atteindre la masse médullaire externe ou lamina ganglionaris, ces fibres se courbent légèrement (fig.), contrairement aux autres fibres qui sont plus ou moins droites. Nous appellerons ces faisceaux de fibres du nerf optique : "le faisceau dorsal optique" et "le faisceau ventral optique". Ces faisceaux, nous le verrons plus loin (voir deuxième partie), sont bien nets chez Ancistrotermes et Bellicositermes.

La masse optique externe est reliée par l'intermédiaire du chiasma externe au lobe moyen au medulla media (aussi connu sous les termes de epiopticon et medulla interna). Ce chiasma est formé par de minces fibres qui se croisent. Des trois lobes optiques, le lobe médian est le plus développé. (Cf. table). THOMPSON (1916), à propos de Reticulitermes flavipes, a fait la même observation ; VON ROSEN (1913) a signalé, lui aussi, la même disposition chez Calotermes et chez Reticulitermes.

Chez les nymphes de Trinervitermes, la masse médullaire médiane ou épipticon est d'une forme grossièrement ovale. Sa partie conique se rapproche de l'extrémité dorsale de la masse médullaire externe, sa partie convexe de la masse médullaire interne (opticon). Le faisceau dorsal optique, issu du nerf optique, se poursuit au-delà du lobe externe (periopticon) et se rattache à la partie conique du lobe médian. Ainsi une connexion directe est établie entre la masse optique médiane et les fibres post-rétiniennes de l'oeil.

De la partie convexe postéro-ventrale de la masse médullaire médiane ou épipticon sont issues des fibres nerveuses qui cotoient le chiasma interne. Certaines de ces fibres se joignent à la masse interne (opticon), mais d'autres vont au-delà, se dirigeant les unes dorsalement, les autres ventralement.

Les fibres qui se dirigent dorsalement arrivent à la partie bombée (recouvrant le corps pédonculé) de la masse protocérébrale. Les fibres ventrales, auxquelles s'associent les fibres du lobe interne (opticon) vont jusqu'au glomeruli antennaire. Des connexions directes joignent donc les lobes optiques (médian et interne) aux glomeruli antennaires d'une part et aux globuli d'autre part.

La masse interne, ou medulla interna, qui est aussi appelée opticon, est le plus petit des trois lobes optiques C.f. table). Il est rattaché à la partie latérale de la masse protocérébrale mais chez le Trinervitermes n'est pas tout à fait confondu avec celle-ci ; on peut, donc distinguer son contour. Il est en connexion d'un côté avec le lobe médian comme nous l'avons déjà indiqué ; il est en relation de l'autre côté avec les glomeruli antennaires et les corps pédonculés par l'intermédiaire de fibres nerveuses.

La masse optique interne, chez certains Insectes, est subdivisée en lobes secondaires. Ainsi ZAWARZIN (1914) dans son diagramme schématique de l'élément nerveux des lobes optiques de la larve d'Aeshna a montré que le lobe interne était subdivisé chez cet Insecte en quatre lobes secondaires. La masse optique interne de Calliphora vomitoria d'après CAJAL et SANCHEZ (1915) serait divisée en deux parties : (SNODGRASS 1935). Chez les nymphes de Trinervitermes, ce lobe n'est pas subdivisé.

LES OUVRIERS

Chez les ouvriers de petite taille ainsi que de grande taille, l'oeil composé étant absent, les trois lobes optiques sont très réduits. Il en va de même pour le nerf optique. En effet, il ne subsiste, chez les ouvriers qu'un seul lobe optique extrêmement réduit. Après avoir examiné ce lobe et l'avoir comparé à celui des soldats et des castes correspondantes chez d'autres Termites, nous estimons comme certain, qu'il représente la masse médullaire médiane, la masse optique externe et la masse optique interne étant complètement absentes.

LES SOLDATS

Chez les soldats de petite et de grande taille, ainsi que chez les soldats blancs, les trois lobes optiques sont également réduits. Ainsi nous voyons que les castes neutres sont privées d'yeux composés et la masse optique, par conséquence, est très réduite. Chez le soldat et surtout chez le grand soldat, cependant, dans quelques coupes, on voit un autre lobe optique aussi. C'est toujours la masse optique externe qui se manifeste tardivement dans le développement post-embryonnaire du petit ouvrier. La masse optique interne reste toujours inexistante.

II - LES CORPS PEDONCULES

Les corps pédonculés sont les éléments les plus remarquables non seulement du protocérébron, mais du cerveau entier, et comme l'a dit SNODGRASS (1926) : "They are to the brain what the ganglia are to the peripheral nerves. They are the centres of the central nervous system".

Ces organes sont considérés comme le siège de "l'intelligence" des Insectes parce qu'ils sont plus développés chez les Insectes dont le comportement est le plus complexe : les Abeilles, les Fourmis et les Termites, etc. Le corps pédonculé constitue les centres les plus grands (et les plus évolués) d'association du cerveau. Ils ont été désignés par des noms divers : Corps pédonculés - DUJARDIN 1850 et VIALLANES 1887 ; Stalked bodies - PACKARD 1880 ; Gloguli - HOMLGREN 1909 ; Pilsförmige Körper - KUHNLE 1913 ; Mushroom bodies - JONESCU 1909; THOMPSON 1916 ; Corpora pedunculata - SNODGRASS 1935, WOWLES 1955; et Gribovidnye tela - PANOV 1957, etc.

LES NYMPHES

Les corps pédonculés, chez les nymphes de Trinervitermes, comme chez les autres Termites, comprennent de chaque côté, deux calices, (Markmassen de HOLMGREN, tchatchetka de PANOV) en forme de cupules étroitement accolées par leur fond. A cause de cette fusion étroite, il n'y a qu'un seul pédonculus qui descend des calices d'un côté ; les courts pédonculi des Orthoptères (et des autres Insectes avec les deux calices séparées) qui se joignent en formant le pédonculus étant oblitères.

Les cavités des calices sont recouvertes des petites cellules, Globulizellen, des auteurs allemands. Ces cellules appelées globuli sont les plus petites du cerveau et sont très riches en chromatine ; Ils correspondent aux cellules du groupe latéral (HANSTRÖM) du protocérébron.

Chez Trinervitermes, nous avons observé que ces globuli sont groupés en une seule masse divisible en trois parties. Toutes ces cellules sont de même taille contrairement aux Reticulitermes, chez lesquels d'après THOMPSON il existent trois sortes de cellules de taille différente dans le mushroom body.

Chez les nymphes, les trois parties de globuli, ainsi que leurs neurites, sont bien serrées. Les neurites se rassemblent en formant le pédonculus (ce terme de pédonculus a été employé pour la première fois par NEWTON (1897) et remplaça le Pilzstiel de DIETL pour désigner l'organe en question) Le pédonculus chez les nymphes de Trinervitermes présente l'apparence d'une corde bien serrée et homogène, formée de substance ponctuée de VIALLANES ou le Punksubstanz de DIETL. Commencant de la partie postérieure des calices, le pédonculus se dirige à la fois vers la face ventrale et le plan médian. Comme nous verrons plus tard, il est plus incliné chez les nymphes que chez les autres castes, occupant une portion presque horizontale au-dessus du corps central.

KUJALE (1913) qui a observé le corps pédonculé d'Eubornes a décrit une connexion médiane entre les pédonculi des deux côtés, un véritable pont horizontal. Chez les Trinervitermes, les pédonculi, bien qu'ils s'inclinent et se rapprochent, sont toujours séparés. Il en est de même pour toutes les castes de l'espèce en question. Ces résultats sont bien en accord avec ceux de HANSTRÖM et de THOMPSON.

Les pédonculi des deux côtés se divisent, à leur extrémité distale, près des côtés ventrolatéraux du corps central, en deux racines : l'une la racine antérieure ou cauliculus (aussi appelée nichtläufige Wurzel, comme antérieure, racine antérieure, et Lobe VOWLES, etc.) se porte directement en avant et vers l'extérieur ou côté latéral du protocérébron. Elle passe ainsi au-dessus des globuli formant un

léger arc, et atteint presque la paroi du neurilemme où elle se recourbe un peu vers l'arrière (Fig.). C'est d'ailleurs la forme usuelle de la racine antérieure ou cauliculus chez les Termites.

L'autre, la racine postérieure, (posterior roots de THOMPSON, Querstück de HOLMGREN, poutre de VIALLANES, Balken de FLOGEL et trabeculae de PACKARD, lobe de VOWLES, etc.), parte de l'extrémité postérieure du pédonculus, en même temps que la racine antérieure. Elle se dirige vers le corps central, décrivant devant lui une courbe en forme de genou, puis passe derrière lui et se perd au niveau du pons cérébralis.

THOMPSON (1916), chez Reticulitermes, a décrit une troisième racine, the central body roots, qui partirait également des pédonculi de chaque côté et qui se rattache au corps central dans son milieu. De telles racines n'existent pas chez les nymphes de Trinervitermes. Ce sont en réalité les tubercules du corps central que THOMPSON a confondu avec les racines. HANSTRÖM (1930) chez Termopsis nevadensis n'a pas trouvé, lui non plus, les racines en question.

LES OUVRIERS

Le corps pédonculé chez les ouvriers de petite ainsi que de grande taille est semblable à celui des nymphes (page). Les deux calices d'un même côté sont également incomplètement séparés. Les pédonculi, constitués de fibres bien serrées sont, cependant, moins inclinés chez le petit ouvrier que chez le grand et la nymphe. Ces petits ouvriers, en effet, quand ils seront transformés en soldats, auront (nous le verrons plus loin) les pédonculi tournés dans le sens opposé. Chez le petit ouvrier, la racine antérieure est plus recourbée vers l'arrière, à son extrémité, que chez le grand ouvrier. Cette racine, également, dans les stades ultérieurs post-embryonnaires des petits ouvriers (soldats) subit une transformation importante. Finalement, chez le petit ainsi que chez le grand ouvrier, la racine postérieure forme un anse moins large avec le pédonculus que chez les nymphes. Elle s'arrête, chez ces castes, aussi, au niveau du pons-cerebralis.

LES SOLDATS

Chez les soldats, on observe des modifications intéressantes, dans le corps pédonculé. Les trois parties des globuli (page) sont moins serrées que chez les nymphes et les ouvriers, les groupes latéraux étant relativement plus éloignés de chacune. Il en résulte que chez les soldats, les neurites de ces petites cellules ne sont pas très serrées dans le pédonculus qui présente parfois des fentes. Ces fentes se produisent surtout chez le grand soldat et sont partiellement dues à la

courbure du pédonculus.(Photo.). Chez le petit soldat et le soldat blanc, le pédonculus a la forme d'une corde homogène et ne possède pas les fentes. Le pédonculus, chez le grand et le petit soldat, ainsi que chez le soldat blanc, en raison de l'énorme développement de la glande frontale, descend vers le corps central en formant une large courbure convexe vers l'extérieur.(Fig.). Il est donc tourné dans le sens opposé à celui des nymphes et des ouvriers (ZUBERI 1959).

Le pédonculus est plus courbé vers l'extérieur, au lieu d'être incliné vers le plan médian, chez le grand soldat, moins courbé chez le soldat blanc et le petit soldat, chez le petit ouvrier, à partir duquel se forment les castes, dont nous parlons actuellement, nous nous rappelons qu'il avait un trajet normal ; mais déjà, cependant, il était moins incliné vers le plan médian que chez la nymphe et le grand ouvrier.

La racine antérieure ou cauliculus, à son extrémité distale est beaucoup plus tournée vers l'arrière que chez les nymphes et les ouvriers. Elle arrive jusqu'aux globuli chez le petit soldat, chez le soldat blanc on la voit atteignant le pédonculus près des globuli et chez le grand soldat la partie distale du cauliculus va de même au-delà du pédonculus. Chez ce dernier, la partie distale de la racine est en même temps comprimée à son côté latéral ; elle développe ainsi un pli. Chez le soldat blanc, on voit déjà la formation en ce pli.

La courbure exagérée vers l'arrière de la racine antérieure avec le pli, nous avait donné l'impression inexacte que chez les soldats de Trinervitermes le cauliculus était tourné vers l'intérieur (ZUBERI 1959). En effet, comme nous venons de le décrire, chez les soldats de Trinervitermes, le cauliculus possède le trajet usuel, avec la différence qu'il est beaucoup trop recourbé vers l'arrière à son extrémité que chez les autres castes.

La racine postérieure, part de l'extrémité postérieure du pédonculus comme chez la nymphe, mais elle se rapproche du corps central d'une manière tout à fait curieuse, elle se recourbe à sa jonction avec le pédonculus, décrivant un trajet en forme de 'S' :(Fig. et photo). Une telle forme de jonction des racines postérieures est unique : elle n'existe que chez les soldats nasuti de Trinervitermes. Nous trouvons ces sujets en forme de 'S' chez le grand et le petit soldat ainsi que chez le soldat blanc.

III - LE CORPS CENTRAL

Le corps central, chez toutes les castes de Trinervitermes, a la forme d'un hémisphère dont la cavité est tournée vers le bas. Il est de constitution homogène, étant formé presque exclusivement de faisceaux fibrillaires et substance ponctuée de VIALLANES, Punkt-substanz de DIETL. Il ne comprend que très peu de cellules dispersées çà et là. Il est entouré de fibres nerveuses qui proviennent de tous les centres importants du cerveau et constituent autour de lui, comme l'a dit VIALLANES, "une atmosphère fibreuse". Ainsi le corps central, entouré d'une enveloppe des fibres nerveuses, se trouve placé au sein du protocérébron.

Le corps central comprend deux parties principales : l'une, dorsale, et convexe, est formée de fibres nerveuses placées en couches concentriques, formant ainsi une calotte ; l'autre, ou la partie ventrale, est aplatie et rectiligne (fig.). Cette dernière émet deux protubérances sur sa face ventrale ; ce sont les tubercules du corps central. Ces tubercules font partie intégrante de cet organe et comme nous l'avons déjà indiqué, contrairement à l'opinion de THOMPSON, ces tubercules n'appartiennent pas au corps pédonculé.

Chez Trinervitermes, le corps central n'est pas subdivisé ; dans certaines séries de coupes bien fixées, surtout dans celle des nymphes, on peut observer de petits glomérules de forme ovale mais en nombre supérieur à huit. Nous verrons plus loin (dans la discussion) que, dans certains groupes d'Insectes, il est subdivisé en huit parties.

IV - CORPORA VENTRALIS ou LOBES SECONDAIRES

LES NYMPHES .

Les lobes secondaires ou lobes dorsaux, aussi connus sous les noms de Nebenlappen (HANSTROM, etc.) et accessory lobes (SNODGRASS, etc.) sont situés, chez Trinervitermes, sur la face ventro-latérale du protocérébron, tout près des pédonculi, à l'extérieur de ceux-ci et au-dessous de leur partie distale. Ces lobes se trouvent ainsi, dans le voisinage immédiat des gloméruli antennaires. (Fig.).

Les lobes secondaires ou corpora ventralis, chez les nymphes, ont une forme grossièrement ovale, une partie plus conique tournée vers l'intérieur ; ces lobes sont symétriques par rapport à un plan médian. Ils sont réunis par une commissure qui se trouve placée au-dessous du corps central, entre celui-ci et la commis-

sure antennaire (Fig.). Chez les nymphes, cette commissure est très légèrement courbée, la concavité tournée vers le bas. Les lobes en question sont formés de fibres nerveuses et de petits gloméruli, assez nombreux, placés tout près les uns des autres. Leurs connexions seront énumérées ultérieurement.

Nous n'avons pas effectué les mesures des lobes secondaires car il est souvent difficile de distinguer avec précision leurs limites ; ils sont moins nettement séparés de la masse protocérébrale que le corps central, par exemple. Nous avons néanmoins constaté que ces lobes étaient plus développés chez les nymphes, moins chez les soldats et les ouvriers.

LES OUVRIERS.

Chez le petit ainsi que chez le grand ouvrier, les lobes secondaires ont la même forme que chez la nymphe.

LES SOLDATS.

Chez le grand et le petit soldat ainsi que chez le soldat blanc, la forme des lobes reste toujours la même que chez la nymphe ; mais dans ces castes, la commissure qui relie les deux lobes est fortement courbée, les lobes étant déplacés, à la fois vers le bas et l'extérieur, à cause des grandes proportions de la glande frontale.

On trouve relativement peu de référence sur les lobes secondaires dans la littérature concernant le système nerveux. Ainsi VIALLANES et THOMPSON etc. n'ont même pas mentionné ces lobes dans leur travail.

Finalement, nous allons étudier les nerfs ocellaires et optiques et leurs neurocytes pour terminer notre description du protocérébron.

LES NERFS OCELLAIRES.

Les deux nerfs ocellaires, courts et épais, sont bien développés chez les nymphes de Trinervitermes ; les ocelles étant assez proches du cerveau, le trajet des nerfs ocellaires reste court (Fig.). Issus des ocelles, ces nerfs pénètrent dans le protocérébron par les faces latérales de la pars intercérébralis, s'étendent entre le corps central et la commissure dorsale postérieure ou pons cérébralis, côtoyant le cauliculus sur une partie de son trajet. La plupart des fibres des nerfs ocellaires se perdent parmi les cellules et les gloméruli situés sur les côtés du pons cérébralis et les lobes secondaires, mais quelques-unes atteignent la limite supérieure des glomérules antennaires. Cette liaison entre le lobe antennaire et les fibres des nerfs ocellaires n'avait pas été observée jusqu'à

présent chez les Termites. D'après CAJAL (1918), les fibres issues des centres ocellaires se dirigeant vers la partie inférieure du cerveau où elles sont associées aux fibres provenant des yeux composés. Nous n'avons fait que confirmer, par nos propres observations, le résultat de cet auteur.

Chez les soldats et les ouvriers, n'existent ni ocelles, ni nerfs ocellaires.

LES NERFS OPTIQUES.

Chez les nymphes, les nerfs optiques sont très bien développés. Dans cette caste, comme nous l'avons déjà indiqué, les fibres post-rétiniennes provenant de l'oeil se rattachent au lobe optique externe de façon particulière ; deux faisceaux de fibres, plus marqués que les autres, rejoignent dorsalement et ventralement ce lobe. Nous les avons appelés le faisceau optique dorsal et le faisceau optique ventral. Le nerf optique est assez épais et court. Chez les soldats et les ouvriers ce nerf est rudimentaire, mais il n'est pas complètement inexistant. On voit de minces fibres sortir du lobe optique, qui est unique ; ces fibres n'atteignent pas l'oeil, très réduit.

LE DEUTOCEREBRON

LES NYMPHES.

Cette partie du cerveau, située juste au-dessous du protocérébron, est constituée de deux lobes olfactifs, aussi appelés glomeruli antennaires. Ces deux lobes sont situés à la face ventro-latérale du protocérébron, que nous venons d'examiner.

Chez Trinervitermes les gloméruli antennaires atteignent leur taille maximum chez les grands ouvriers ; ils occupent moins d'espace chez les nymphes ; ils sont encore moins développés chez les soldats (Cf. tabl.). THOMPSON (1916), chez Reticulitermes, remarque que les lobes olfactifs sont plus grands chez les ouvriers et les sexués et moins grands chez les soldats.

L'examen microscopique de ces lobes, chez les nymphes de Trinervitermes nous révèle une masse globuleuse constituée par les ramifications des neurites issus de cellules nerveuses. (l'anastomose composant des gloméruli antennaires).

Le centre antennaire moteur est situé ventralement par rapport au lobe olfactif entier ; il en résulte que les racines motrices sortent toujours ventralement. Les lobes des deux côtés sont reliés par la commissure antennaire qui se trouve au-dessous de la commissure ventrale du protocérébron. Chez les nymphes,

cette commissure a un trajet très légèrement courbé vers le bas.

LES OUVRIERS.

C'est chez les ouvriers que nous avons vu que les lobes olfactifs sont les plus développés (Cf. table.). Quant à leur structure elle est la même que chez les nymphes.

LES SOLDATS.

Chez les soldats, les gloméruli antennaires sont beaucoup plus éloignés l'un de l'autre que chez les ouvriers et les nymphes ; ils ont basculé vers le bas la commissure antennaire, ici, est fortement courbée avec sa concavité tournée vers le bas. Cette courbure de la commissure antennaire est la plus accentuée chez le grand soldat. La commissure est moins courbée chez les soldats blancs et encore moins chez le petit soldat.

L'étude détaillée du cerveau et surtout de l'autocérébron, entreprise sur diverses espèces, nous a persuadé que cet organe jouait chez les Termites un rôle plus important qu'on ne l'avait supposé jusqu'alors. (ZUBERI 1960). L'examen des connexions nerveuses nous permettra de le mettre en évidence. Chez Trinervitermes, comme nous le verrons plus loin, les gloméruli antennaires sont reliés à tous les centres importants du cerveau. Il nous paraît vraisemblable que le stimulus ou "message" reçu par les antennes est ainsi transmis, non seulement aux gloméruli antennaires, mais par l'intermédiaire des connexions fibreuses, à tous les centres d'association du cerveau ; ceci permet alors aux Termites de réagir à ce stimulus de façon plus précise. Cette hypothèse n'a pas reçu de confirmation expérimentale.

Dans toutes les castes de Trinervitermes, les nerfs antennaires sont constitués de deux racines ; l'une ventrale ou motrice, l'autre dorsale ou sensorielle. La racine ventrale est constituée des gros faisceaux de fibres provenant du ganglion sous-oesophagien, en traversant les lobes tritocérébraux (Fig.). Chez les Termites, les fibres de la racine ventrale n'avaient pas été suivies jusqu'au ganglion sous-oesophagien par nos prédécesseurs.

TRITOCEREBRON

LES NYMPHES.

Les lobes tritocérébraux sont situés au-dessous et vers l'intérieur des lobes deutocérébraux ; ils sont presque associés à ces derniers et occupent une position latérale par rapport à l'oesophage. Chez Trinervitermes, le tritocérébron est la partie la moins développée du syncérébron. Du point de vue de la structure, les lobes tritocérébraux sont formés de glomeruli bien serrés incluant des fibres nerveuses et entourés par une légère couche de cellules (Fig.). Les lobes tritocérébraux de deux côtés sont réunis par la commissure tritocérébrale ou sous-oesophagienne ou sub-stomodéale. Chez les nymphes, cette commissure est moins courte que chez les ouvriers et les soldats, parce que dans cette caste, les lobes sont relativement plus éloignés l'un de l'autre.

Le tritocérébron est relié au ganglion sous-oesophagien par les connectifs circumoesophagiens . Ces connectifs sont rattachés aux lobes tritocérébraux à peu près au même endroit que la commissure tritocérébrale. Les connectifs circumoesophagiens sont formés de gros faisceaux fibreux et contiennent également des fibres motrices aboutissant au nerf antennaire.

LES OUVRIERS.

Chez les ouvriers, grands et petits, les lobes tritocérébraux occupent une place presque ventrolatérale par rapport à l'oesophage (latérale chez les nymphes). La commissure tritocérébrale est plus courte que chez les nymphes car les lobes sont situés plus proche l'un de l'autre.

Les connectifs circumoesophagiens sont plus longs chez les grands ouvriers ainsi que chez les petits ouvriers, le ganglion sous-oesophagien étant très éloigné du syncérébron (Fig.).

LES SOLDATS.

Chez les grands et petits soldats ainsi que chez les soldats blancs, les lobes tritocérébraux sont situés, comme chez les ouvriers, ventrolatéralement par rapport à l'oesophage. La commissure sous-oesophagienne est moins courte que chez les nymphes et ouvriers.

Les connectifs circumoesophagiens sont beaucoup plus courts que chez les nymphes ou bien même chez les ouvriers. Cela est dû, dans les cas en question, à la proximité du ganglion sous-oesophagien avec le syncérébron.

LES COMMISSURES ET LES CONNEXIONS
DANS LE CERVEAU DU TRINERVITERMES

A : COMMISSURES

Dans toutes les castes de Trinervitermes, on voit les commissures suivantes :

- 1 - La commissure antérieure ou pont antérieur (commissure cérébrale supérieure de VIALLANES) joint les deux moitiés du protocérébron. On voit associés à cette commissure des faisceaux de fibres qui relient les calices situées de chaque côté du protocérébron. Chez les nymphes et les ouvriers, ces fibres sont plus ou moins rectilignes mais chez les soldats, elles sont légèrement courbées, leur cavité étant tournée vers le haut.
- 2 - La commissure dorsale postérieure ou pont postérieur également connue sous le nom de pons cérébralis, est située sous la précédente. Elle a la forme d'un U renversé et se trouve placée juste au-dessus du corps central (Fig.).
- 3 - La commissure ventrale ou commissure cérébrale inférieure, relie les deux parties ventrales du protocérébron. Les faisceaux de fibres constituant cette commissure sont placés au-dessous du corps central (Fig.).
- 4 - La commissure des lobes secondaires ; cette commissure, située au-dessous de la précédente, joint les deux lobes secondaires.
- 5 - La commissure antennaire relie entre eux, les deux glomérules antennaires ou lobes olfactifs.
- 6 - La commissure tritocérébrale réunit l'un à l'autre les lobes tritocébraux au-dessous de l'oesophage.

Comme nous l'avons déjà expliqué plus haut, les commissures 4, 5 et 6 sont courbées chez les soldats, la concavité tournée vers le bas. Chez les nymphes et les ouvriers ces commissures sont plus ou moins rectilignes.

B - CONNEXIONS UNISSANT LES CENTRES DU MÊME CÔTÉ DU CERVEAU .

- 1 - Une connexion fibreuse joint le lobe olfactif à la partie médiane du calyx. Les faisceaux de fibres qui la composent sont appelés : tractus olfacto-

globularis ; ils sont présents dans le cerveau de toutes les castes de Trinervitermes (Fig.). Chez les soldats, le tractus olfacto-globularis côtoie le cauliculus et ensuite se prolonge relativement plus ventro-latéralement que chez les autres castes. Chez les nymphes et les ouvriers, il est moins long car dans ces castes les glomeruli antennaires sont situés relativement près du calyx.

- 2 - Un faisceau relie les glomeruli antennaires et les lobes tritocérébraux. Son trajet est très court et il se mélange aux fibres du nerf moteur antennaire qui arrive des connectifs circumoesophagiens.
- 3 - Une connexion fibrillaire réunit les lobes olfactifs et les lobes optiques. Les faisceaux de fibres sont assez gros et nets chez les nymphes. ... Dans cette caste les fibres sont issus du lobe médian optique (epiopticon) ; les fibres provenant de la masse médullaire interne s'associent à ces dernières et ensemble se rendent aux glomeruli antennaires. Chez les soldats et les ouvriers, la masse optique est très réduite, et la connexion en question est considérablement dégénérée, les fibres étant plus minces et moins nettes.
- 4 - Une connexion existe entre les lobes olfactifs et les lobes secondaires. C'est une connexion de court trajet qui se trouve dans toutes les castes de Trinervitermes.
- 5 - Des fibres nerveuses relient les lobes antennaires à la pars intercerebralis. Ces fibres existent chez toutes les castes de Trinervitermes. Elles suivent d'abord le même trajet que celles qui forment un croisement entre les lobes tritocérébraux et la partie antero-frontale du cerveau, c'est-à-dire, la pars intercérébralis, mais se séparent après. Ces fibres, cependant, se différencient de ces dernières par l'absence de croisement. Les fibres des deux côtés se rapprochent dans la région de la pars intercérébralis mais ne se croisent jamais. (Fig.).
- 6 - Une connexion rattache les lobes olfactifs au corps central. En partant des glomeruli antennaires, ces fibres traversent les lobes secondaires, côtoient les fibres qui réunissent ces lobes avec les glomeruli antennaires, et se perdent dans le corps central, ou plus exactement dans la masse fibrillaire qui entoure cet organe (Fig.).

- 7 - Des fibres nerveuses relient le ganglion secondaire à la partie médiane du calyx.
- 8 - Des faisceaux des fibres établissent une connexion entre le calyx externe et la pars intercérébrale. Ces fibres dans toutes les castes de Triparvitermes sont en forme d'un arc (Fig.).
- 9 - Un faisceau de fibres venant de la partie dorsolatérale du cerveau se rattache vers le milieu des globuli.
- 10 - Chez les nymphes de Triparvitermes, il existe une connexion fibreuse entre la masse optique (interne et médiane) et les calices externes. Dans les castes neures par suite de l'arrêt du développement des lobes optiques, la connexion en question est atrophiée : les fibres considérablement minces, ne sont pas très nettes.
- 11 - Une connexion relie les lobes tritocérébraux au ganglion sous-oesophagien. Les faisceaux des fibres passent à côté de l'oesophage dans les connectifs circumoesophagiens, se mêlant aux fibres motrices du nerf antennaire.
- 12 - Les lobes tritocérébraux sont reliés au corps central par un faisceau.
- 13 - Des fibres nerveuses relient le ganglion sous-oesophagien au corps central.

C - CONNEXIONS UNISSANT LES CENTRES DU CÔTÉ OPPOSÉ DU CERVEAU

- 14 - Des fibres établissent une connexion entre les globuli avec les glomeruli antennaires du côté opposé. Ces fibres se mélangent avec celles de la commissure ventrale.
- 15 - Un faisceau relie les globuli des deux côtés en passant au-dessus du corps central et autour des racines postérieures. Les fibres de ce faisceau côtoient celles de la commissure ventrale.
- 16 - Des connexions relient les lobes tritocérébraux et l'aire centrale frontale du protocérébron. Ces fibres se croisent en formant la chiasme et longent les fibres (n° 5) qui unissent les glomeruli antennaires à la pars intercérébrale.

En outre, il y a peut-être d'autres connexions mais celles-ci sont ou bien minuscules, ou bien confondues avec la masse cérébrale et ne peuvent être délimitées

En jetant un coup d'oeil sur l'ensemble de ces connexions fibreuses, nous nous rendons compte de l'importance des lobes olfactifs.

CONCLUSION DE LA PREMIERE PARTIE.

- 1 - Chez toutes les castes de Trinervitermes tahadensis JOUSTEDT le plan d'ensemble du cerveau est le même. Cependant chez les soldats nasuti (examiné pour la première fois) de cette espèce, l'immense développement de la glande frontale a provoqué une torsion du cerveau, qui a basculé ventrolatéralement, modifiant ainsi de façon importante les trajets nerveux (le pédonculus avec ses fentes, le cauliculus avec sa courbure très marquée, la racine postérieure en forme de S et certaines connexions nerveuses fibrillaires). Malgré ces modifications qui leur sont propres, les soldats nasuti présentent néanmoins une structure générale du cerveau comparable à celle des autres castes.
- 2 - Chez les nymphes on observe parmi les fibres post-rétiniennes (du nerf optique) provenant de l'oeil, deux faisceaux de fibres plus marqués que les autres. Ces faisceaux se rattachent dorsalement et ventralement à la masse optique externe et sont appelés "faisceau dorsal optique", et "faisceau ventral optique".
- 3 - Dans les castes neutres, (ouvriers et soldats), la structure du cerveau est très semblable à la nôtre, la masse optique et les nerfs optiques étant très réduits, les ocelles et les nerfs ocellaires absents. Cette ressemblance est d'ailleurs compréhensible car les soldats peuvent dériver des ouvriers, ou encore les soldats et les ouvriers peuvent se différencier à partir du même stade larvaire (3ème, NOIROT 1955).
- 4 - Après avoir étudié en détail les connexions nerveuses fibrillaires du cerveau dont plusieurs sont décrites ici pour la première fois chez les Termites, nous sommes en mesure d'apprécier la validité de notre hypothèse sur l'importance des lobes olfactifs. Ces lobes, nous l'avons vu, sont en effet reliés à tous les centres importants du cerveau ; ils sont idéalement équipés pour transmettre les stimuli ou "messages".

* * * * *

DEUXIEME PARTIE

" ETUDE COMPARATIVE DU CERVEAU DE DIVERSES ESPECES DE TERMITES "

Dans l'exposé qui va suivre, nous allons étudier le cerveau des diverses castes des espèces suivantes :

- 1 - Mastotermes darwiniensis FROGGATT : Famille de MASTOTERMITIDAE
- 2 - Anacanthotermes pethicatus FROGGATT : Famille de NOBOTERMITIDAE
- 3 - Microcerotermes edentatus WASSMANN : Famille de TERMITIDAE
- 4 - Ancistrotermes latirostris SILVESTRI
et A. Cruzifer SJOSTEDT : id
- 5 - Bellicositermes natalensis HAVILLAND id

NYMPHES ET SEXUES.

La Glande Frontale

Pour respecter le plan général, nous allons parler brièvement de la glande frontale, avant de poursuivre notre discussion sur la structure du cerveau.

Chez Mastotermes et Anacanthotermes la glande frontale ne se développe pas, elle est absente. Chez Microcerotermes, Ancistrotermes et Bellicositermes, par contre, cette glande est bien développée. Mais chez aucune caste parmi ces espèces, la glande frontale n'atteint pas les proportions énormes qu'on rencontre chez les soldats nauséux de Termitidae. Pour la structure détaillée de la glande en question, voir page

Le Protocérébron.

Chez les nymphes et les sexués de toutes les espèces énumérées ci-dessus, le Protocérébron comprend les parties habituelles, à savoir, les lobes optiques, les corps pédonculés, le corps central et les lobes secondaires.

1) Les lobes optiques :

Les nymphes de toutes ces espèces possèdent les trois lobes optiques habituels, le lobe médian étant toujours le plus développé, le lobe interne, le moins développé (cf. tab.). Chez les sexués fonctionnels, comme nous le verrons plus loin (la reine d'Ancistrotermes et le roi de Microcerotermes), la masse optique subit une dégénérescence secondaire.

Chez les sexués de Mastotermes darwiniensis, la masse optique externe ou lamina ganglionaris est relativement petite ; au lieu d'être étendue du haut en bas comme chez le Trinervitermes, elle est très courbée et a une forme plus ou moins ovale, ses extrémités tendent à se réunir postérieurement. On ne remarque pas non plus parmi les fibres post-rétiniennes les deux faisceaux qui, chez Trinervitermes se distinguent des autres (le faisceau optique dorsal et le faisceau optique ventral). La masse optique médiane ou épiopticon est, comme chez Trinervitermes, d'une forme grossièrement ovale ; sa partie conique se rapproche de la masse externe, sa partie convexe est tournée vers le protocérébron. La masse interne, chez cette espèce, est extrêmement réduite, elle n'est pas nettement détachée de la masse protocérébrale.

Chez Anacanthotermes Ohlweysi, les sexués possèdent les trois parties du lobe optique bien développées et séparées de la masse protocérébrale. Le lobe externe, chez cette espèce, est plus éloigné latéralement du protocérébron que chez d'autres espèces examinées ; il est également éloigné de la masse optique médiane. Il en résulte que le nerf optique est assez court et le chiasma externe relativement plus grand. "Le faisceau optique dorsal" et "le faisceau optique ventral" ne se distinguent pas de la masse des fibres post-rétiniennes. La masse optique interne, contrairement à celle de Mastotermes, n'est pas confondue avec le protocérébron.

Chez le roi de Microcrotornes, on observe une dégénérescence de la masse optique, ainsi que du nerf optique. Les faisceaux optique dorsal et ventral, ainsi que le chiasma externe, sont absents. Le lobe optique interne est, lui aussi, extrêmement réduit.

Chez les nymphes d'Ancistrotermes latinotus et A. Crucifer, les trois lobes sont bien développés et séparés du protocérébron (ZUBERI 1959 a.). Le nerf optique, court et épais, comprend un "faisceau optique dorsal" et un "faisceau optique ventral" nettement visibles. Les lobes médian et interne, ainsi que le chiasma externe et interne, ressemblent à ceux de Trinervitermes.

Chez la reine âgée d'Ancistrotermes, on observe une réduction de la masse optique, comparable à celle du roi de Microcrotornes ; le nerf optique, la masse optique externe, et le chiasma externe sont dégénérés. Le lobe médian est, lui aussi, moins grand que son pendant chez la nymphe ; le lobe interne est très réduit.

Les sexués de Bellicositermes atlantis, grâce à leur grande taille, nous ont fourni un matériel particulièrement propice à l'examen des connexions nerveuses du cerveau. Ce matériel nous a également rendu plus facile l'étude précise des lobes optiques. Parmi les grosses fibres post-rétiniennes provenant de l'oeil, on aperçoit

sans aucun doute, deux faisceaux de fibres nettement marqués : le faisceau optique dorsal et le faisceau optique ventral (p.). Ces deux faisceaux se rattachent respectivement aux extrémités dorsale et ventrale de la lamina ganglionaris(fig.) Le Lobe externe s'étendant de haut en bas en forme de croissant, de nombreuses et minces fibres sont issues, formant des rayons, qui bientôt convergent et se croisent pour constituer le chiasma externe. Les fibres se réunissent dorsalement en un gros paquet qui se dirige postérieurement au côté dorsal du lobe médian, et ventralement en un paquet relativement moins gros, qui va vers le côté ventral de ce lobe médian. Des deux côtés dorsal et ventral de l'épipticon(de forme ovale toujours) sont issues des fibres qui se croisent sur la face dorsale du lobe médian, descendent au côté ventral du lobe interne et continuent bien visiblement leur chemin vers les glomeruli antennaires (p.). Les fibres provenant de la face ventrale du lobe médian continuent leur trajet au côté dorsal du lobe interne jusqu'aux corps pédonculés (fig.). Ces faisceaux de fibres, comme nous l'avons déjà indiqué chez Trinervitermes (page) relie la masse optique d'un côté aux gloméruli antennaires, de l'autre aux corps pédonculés.

II - LES CORPS PÉDONCULÉS.

Chez toutes les espèces envisagées, les corps pédonculés comprennent les éléments habituels, décrits à propos de Trinervitermes (p) : calices, pédonculus, racines antérieures, et racines postérieures.

Les Calices.

Chez Mastotermes, les deux calices d'un même côté sont moins étroitement accolés que chez d'autres espèces ; pour la plupart ils sont séparés l'un de l'autre, étant réunis seulement par leurs parois internes. Chez cette espèce donc, apparaît une tendance des calices à se séparer (ZUBERI 1960 b). Ces observations concordent bien avec celles de HANSTRÖM (1940) ..

Chez les sexués d'Anacanthotermes, Microcerotermes, Ancistrotermes et Bellicositermes les calices ressemblent à ceux de Trinervitermes (p.) ayant la forme de deux cupoles étroitement accolées.

Les petites cellules ou globuli remplissant la cavité des calices sont plus dispersées chez Mastotermes que chez les sexués des autres espèces où elles sont groupées comme chez Trinervitermes en une masse plus compacte mais grossièrement divisible en trois parties.

Les Pédonculi

Chez Nastotermes le pédonculus est faiblement bifurqué à son extrémité proximale (les calices étant relativement séparées) mais bientôt il devient droit et unique. Chez toutes les espèces, les pédonculi sont constitués d'une substance ponctuée homogène, et de fibres bien serrées ne représentant aucune fente (p.).

Les pédonculi qui descendent ventralement et vers le plan médian comme chez le Trinervitermes, ne se rejoignent chez aucune espèce.

Chez les sexués de Nastotermes, les pédonculi sont assez distants l'un de l'autre. Chez les sexués d'Anacanthotermes, ils sont plus inclinés que dans le cas précédent, et en même temps, plus éloignés l'un de l'autre. Par contre, chez le roi de Microcerotermes, ils sont moins inclinés que dans les deux espèces précédentes. Les pédonculi des sexués d'Ancistrotermes sont plus longs que ceux de toutes les autres espèces examinées ici ; ils sont aussi plus proches l'un de l'autre que chez les sexués des autres espèces. Chez les sexués de Bellicositermes, malgré la grande taille du cerveau, les pédonculi ne sont pas très longs ; ils sont relativement plus petits et moins rapprochés l'un de l'autre que ceux d'Ancistrotermes.

Les Racines Antérieures

Chez Nastotermes, la racine antérieure ou cauliculus, atteint la partie dorso-latérale du cerveau en décrivant une courbure légère et unique (Fig.) ; elle est relativement plus épaisse que chez Trinervitermes et n'est presque pas tournée vers l'arrière à son extrémité distale. Chez Anacanthotermes, la racine antérieure a le même trajet et la même forme que chez Nastotermes.

Chez Microcerotermes, Ancistrotermes et Bellicositermes, les racines antérieures sont plus éloignées l'une de l'autre que chez les espèces précédentes ; cela est dû dans le premier cas à l'aplatissement dorso-ventral du cerveau, dans le deuxième et le troisième cas, du fait de la grande taille du cerveau. Ces racines présentent, chez toutes ces espèces, une légère courbure sur le trajet parcouru en direction du nerviterme : c'est une courbure secondaire qui précède la courbure distale, tournée vers l'arrière.

Nous avons également observé cette courbure chez Trinervitermes (p.). Celle-ci paraît donc être restreinte à la famille des Termitidae.

Chez les trois espèces étudiées (Microcerotermes, Ancistrotermes et Bellicositermes) les racines antérieures sont toujours à leur extrémité distale plus ou moins tournées vers l'arrière (Fig.).

LES RACINES POSTÉRIEURES

Chez les sexués de Iastotermes les racines postérieures ne manifestent aucune particularité ; elles ne sont pas très courbées^{et} s'arrêtent au niveau du pons cerebralis.

Chez Anacanthotermes, les racines en question, plus proches l'une de l'autre que chez l'espèce précédente, ne sont pas très courbées non plus. Elles possèdent à leurs extrémité des tubercules (ZUBERI 1960 a.). Ces tubercules sont situés dans le voisinage immédiat des tubercules du corps central (Fig.). Les tubercules des racines postérieures chez Anacanthotermes sont, en effet, propres à cette espèce. Ces tubercules, comme nous le verrons plus loin, ne sont pas les mêmes que ceux dont THOMPSON (1916) a parlé, chez Reticulitermes flavipes. Chez Microcerotermes les racines en question sont nettement plus courbées que chez les deux espèces précédentes.

Chez les espèces de Macrotermitinae, les racines postérieures, contrairement aux autres espèces, franchissent le pons cerebralis (ZUBERI 1959 a.). Les racines sont, dans ce cas également, privées de tubercules.

Chez les nymphes et les sexués d'Ancistrotermes les racines postérieures ne décrivent pas une courbure très prononcée, mais chez les sexués de Bellicositermes elles forment des cupules assez profondes et plus épaisses que chez les nymphes des autres espèces passées en revue.

III - LE CORPS CENTRAL.

Chez toutes les espèces, le corps central a la même structure que chez Trinervitermes ; situé au milieu du cerveau il est presque exclusivement constitué de faisceaux fibrillaires ou substance ponctuée de VIALLANES. Chez les nymphes d'Ancistrotermes et les sexués de Bellicositermes, ou le corps central atteint sa taille maximum (Cf. Tab.), on observe quelquefois de petites glomérules de forme ovale (Photo), mais ceux-ci sont en nombre supérieur à huit, contrairement à ceux qui existe chez d'autres groupes d'Insectes (Voir discussion).

Chez toutes les espèces en question, le corps central émet dans sa partie rectiligne ou inférieure deux protubérances : les tubercules du corps central ; chez les sexués de toutes ces espèces, comme chez le Trinervitermes ; ils forment partie intégrante de cet organe. L'examen du corps central de toutes ces espèces nous a confirmé que ces tubercules, contrairement à l'opinion de THOMPSON, n'appartiennent pas aux corps pédonculés.

Corpora Ventralis ou Lobes Secondaires.

Les lobes secondaires ne manifestent pas de différences interspécifiques importantes. Ils sont, chez toutes les espèces, situés juste au-dessus du corps central, centre celui-ci et les gloméruli antennaires et sont réunis par une commissure (p.). En général la taille de ces lobes est proportionnelle à celle du cerveau, étant plus grande chez les espèces où le cerveau est plus grand (croissance isométrique) c'est le cas de Macrotermitinae par exemple. Pour la structure détaillée de ces lobes voir page ().

Chez Mastotermes et Anacanthotermes les lobes secondaires ne sont pas nettement séparés du reste du protocérébron. Chez Microcérotermes, par contre, ils apparaissent distinct du reste du protocérébron. Chez Ancistrotermes et Bellicositermes également, ces lobes sont moins nettement individualisés.

Le Deutocérébron.

Chez les nymphes de toutes les espèces, les lobes olfactifs ou gloméruli antennaires qui constituent le Deutocérébron sont très bien développés. Quant à leur structure, elle ressemble à celle des nymphes de Trinervitermes (voir page). Au sujet de leur développement corrélatif par rapport au cerveau, voir table (). Les lobes des deux côtés, comme nous le savons déjà, sont réunis par la Commissure antennaire. Chez Mastotermes et Anacanthotermes les lobes olfactifs ont la structure habituelle, et ne se distinguent des autres par aucun caractère particulier.

Chez Microcérotermes, les lobes olfactifs sont plus éloignés l'un de l'autre que chez le Mastotermes et Anacanthotermes. Cela se produit à cause de la compression dorso-ventrale du cerveau qui écarte ainsi les parties latérales. Chez les Macrotermitinae, les lobes en question occupent un **large** espace du Cerveau et sont plus proches des lobes Tritocérébraux que chez les autres espèces.

Les nerfs antennaires se composent toujours de deux racines (p.) ; la racine ventrale provient chez toutes les espèces de la ganglion sous-oesophagienne à travers les connectifs circumoesophagions. Chez Mastotermes et Anacanthotermes, les deux racines des nerfs antennaires se réunissent avant de sortir du cerveau. Il en est de même chez Microcérotermes. Chez Ancistrotermes et Bellicositermes, par contre, les deux racines se rejoignent à leur départ du cerveau.

LE TRITOCEREBRON.

Chez toutes les espèces examinées, le tritocérébron est constitué de deux lobes réunis par la commissure trito-cérébrale qui passe au-dessous de l'oesophage. Comme chez Trinervitermes, il constitue la partie la moins grande

du syncérébron. Sa structure est comparable à celle de l'espèce précédente. Chez Mastotermes et Anacanthotermes, les lobes tritocérébraux sont situés du côté ventro-latéral de l'oesophage et séparés des lobes olfactifs. Chez Microcerotermes cependant, les lobes sont délacés vers le bas ; ils occupent ainsi une position presque ventrale par rapport à l'oesophage. En outre, les lobes en question sont situés très près l'un de l'autre (ils se touchent presque) ; c'est pourquoi, chez cette espèce la commissure tritocérébrale est extrêmement courte. Chez Microcerotermes, comme chez les deux espèces précédentes, les lobes tritocérébraux sont séparés des lobes olfactifs. Chez Ancistrotermes et Bellicositermes, les lobes tritocérébraux, en raison de la grande taille du cerveau sont relativement plus gros que chez les autres espèces (croissance isométrique). Mais, chez les deux espèces, les lobes sont très rapprochés des lobes olfactifs, étant presque associés avec eux. Chez les Macrotermitinae les lobes tritocérébraux se trouvent situés du côté ventro-latéral de l'oesophage et sont séparés l'un de l'autre ; la commissure tritocérébrale est, donc, assez longue.

Chez toutes les espèces passées en revue, les lobes tritocérébraux sont réunis au ganglion sous-oesophagien par l'intermédiaire des connectifs circumoesophagiens. Dans ces derniers sont également présentes, comme nous venons de l'indiquer, les fibres motrices du nerf antennaire. Chez les sexués de Mastotermes, les connectifs circumoesophagiens sont relativement plus longs et moins épais que chez Anacanthotermes. Chez Microcerotermes, ils sont également longs et minces. Par contre, chez Ancistrotermes et Bellicositermes, en raison de la proximité du cerveau avec le ganglion sous-oesophagien, les connectifs sont courts et épais,

Les commissures et les connexions nerveuses décrites à propos de Trinervitermes (p.) se retrouvent chez les nymphes et les sexués de toutes les espèces étudiées.

LES OUVRIERS

La Glande Frontale

Chez les ouvriers de Mastotermes et d'Anacanthotermes la glande frontale est absente. Chez les ouvriers de Microcerotermes, elle n'est pas fonctionnelle. Il en est de même chez les grands et les petits ouvriers d' Ancistrotermes et de Bellicositermes ; chez les soldats de ces espèces, qui sont dérivés des ouvriers, nous verrons plus loin que cette glande est cependant fonctionnelle.

Le Protocérébron.

La masse optique : Chez les ouvriers de Mastotermes, la masse optique ainsi

que le nerf optique sont très réduits. Il en est de même chez les ouvriers de Microcerotermes et chez les grands et petits ouvriers d'Ancistrotermes et Bellicositermes. Dans la caste présente de ces espèces, on observe seulement une masse optique tandis que les sexués de même espèce en possèdent trois. Rarement un deuxième lobe beaucoup plus petit est présent, en particulier chez les grands ouvriers d'Ancistrotermes et de Bellicositermes. Chez les petits ouvriers de ces espèces, on trouve rarement ce deuxième lobe. Cette disposition est comparable à celle des ouvriers de Trinervitermes.

Chez les ouvriers d'Anacanthotermes, au contraire, la masse optique et l'oeil sont développés. Ces ouvriers ne se promènent pourtant pas aussi souvent en plein jour que les ouvriers de certaines autres espèces, comme Trinervitermes tchadensis dont la masse optique est cependant très réduite. Un examen microscopique de cette espèce révèle cependant deux lobes optiques seulement (ZUBERI 1960 a). Le troisième, la masse interne est extrêmement réduit et indistinct de la masse protocérébrale. Dans quelques coupes, nous avons pu voir une portion très réduite de la masse protocérébrale dans une position correspondant à celle de la masse optique interne. Le chiasma interne est, lui aussi presque indiscernable. La masse optique, comme chez les sexués de même espèce, est un peu éloignée de la masse protocérébrale. Le faisceau de fibres qui relie, chez les sexués, la masse optique interne aux glomeruli antennaires (Fig.) n'est pas visible chez les ouvriers de cette espèce. Finalement, comme nous l'avions signalé dans notre note intérieure (1960 a), les lobes optiques sont moins développés chez les ouvriers que chez les sexués.

Les Corps Pédonculés.

Les corps pédonculés comprennent les éléments habituels (voir page).

Les Calices.

Chez les ouvriers de Mastotermes, les calices d'un côté sont relativement plus séparés que chez les ouvriers d'autres espèces. Ils restent, cependant, associés, comme chez les sexués de même espèce, par leurs parois intérieures. Chez les ouvriers des autres espèces étudiées, les calices ressemblent à ceux des sexués de l'espèce correspondante, les deux coupules d'une même côté étant toujours étroitement accolées.

Les Pédonculi.

Tous les ouvriers de toutes les espèces envisagées ont leur pédonculi constitués de masse homogène et de fibres bien serrées. Chez aucune de ces espèces nous n'avons observé de fentes (p.) dans les pédonculi qui sont toujours plus ou moins inclinés et ne se réunissent jamais au-dessous du corps central



(Fig.). A leur extrémité distale, comme nous l'avons vu, les pédonculi se divisent en racines antérieures et racines postérieures.

Chez les ouvriers d'Anacanthotermes, les pédonculi sont relativement plus inclinés que chez les sexués de la même espèce, et les ouvriers de Mastotermes. Chez Microcerotermes, les deux pédonculi sont très rapprochés l'un de l'autre, plus que chez Anacanthotermes, et sont beaucoup plus inclinés que chez le roi de la même espèce.

Chez les ouvriers d'Ancistrotermes, les pédonculi sont plus petits que chez les sexués de la même espèce. Ils sont assez proches l'un de l'autre, plus que chez Mastotermes et Anacanthotermes.

Chez les ouvriers de Bellicositermes, les pédonculés sont moins longs que chez les sexués de la même espèce. Ils sont plus inclinés vers le plan médian et plus proches l'un de l'autre que chez les sexués de même espèce ; ils sont cependant moins rapprochés que chez les ouvriers d'Ancistrotermes.

Les Racines Antérieures.

Chez les ouvriers de Mastotermes, les racines antérieures ressemblent à celles des sexués de la même espèce : elles possèdent une seule courbure légère sur le trajet parcouru vers paroi dorso-latérale du neurilemma et sont très peu tournées vers l'arrière à leurs extrémités distales. Chez Anacanthotermes, le trajet de ces racines est semblable à celui de Mastotermes. Chez Microtermes, au contraire, les ouvriers possèdent des racines plus éloignées l'une de l'autre que chez les deux espèces précédentes ; de plus, ces racines sont tournées vers l'arrière de façon très accentuée à leur extrémité distale. Cette courbure vers l'arrière est beaucoup plus marquée chez cette espèce que chez aucune de celles que nous avons examinées. Les racines en question sont plus éloignées l'une de l'autre, que chez les sexués de la même espèce et possèdent une courbure plus légère. Chez les ouvriers d'Ancistrotermes, les racines antérieures ont des courbures secondaires moins marquées que chez les sexués de cette espèce. Il en est de même pour les ouvriers de Bellicositermes.

Les Racines Postérieures

Chez Mastotermes les racines postérieures sont de type banal et comme chez les sexués de la même espèce elles ne sont guère courbées. Chez les ouvriers d'Anacanthotermes, elles possèdent à leurs extrémités distales des tubercules qui sont situés, comme chez les sexués de la même espèce, près des tubercules du corps central (Photo et Fig.). Les racines apparaissent ici plus courbées que chez les sexués de même espèce ; elles sont aussi plus profondes que chez

... et de la ...

... et de la ...

... et de la ...

... et de la ...

... et de la ...

... et de la ...

... et de la ...

... et de la ...

... et de la ...

... et de la ...

... et de la ...

... et de la ...

... et de la ...

... et de la ...

... et de la ...

... et de la ...

... et de la ...

... et de la ...

... et de la ...

... et de la ...

... et de la ...

... et de la ...

... et de la ...

... et de la ...

... et de la ...

... et de la ...

... et de la ...

... et de la ...

... et de la ...

... et de la ...

... et de la ...

... et de la ...

toutes les autres espèces examinées. Chez Ancistrotermes les racines en question sont plus profondément courbées que chez les nymphes et sexués. Chez les ouvriers de Bellicositermes, les racines postérieures sont relativement plus épaisses que chez les ouvriers des autres espèces examinées. Elles sont moins profondément courbées dans le cas présent que chez les sexués de même espèce.

Le Corps Central

Le corps central ne diffère d'une espèce à l'autre que par sa taille relative. En ce qui concerne sa structure, elle est la même que celle décrite à propos de Trinervitermes (P.). Chez les ouvriers de toutes les espèces en question, le corps central possède^{sur} la face ventrale les deux tubercules déjà mentionnés qui n'appartiennent pas aux corps pédonculés.

Les Lobes Secondaires ou Corpora Ventralis.

Il n'y a pas de différence importante à signaler dans la structure des lobes secondaires entre les ouvriers des diverses espèces envisagées. La description de la structure de ces lobes, donnée à propos de Trinervitermes, reste valable pour les autres espèces.

DEUTOCEREBRON

Les glomeruli antennaires ou lobes olfactifs sont toujours très bien développés chez les ouvriers des différentes espèces étudiées. Ils sont, en fait, toujours plus développés dans la caste ouvrière que dans les autres castes, comme il apparaît clairement dans le tableau(). En général, les glomeruli antennaires atteignent leur taille maximum chez les grands ouvriers ; ils sont moins longs chez les nymphes et les sexués, moins longs encore chez les soldats de l'espèce correspondante. Ce grand développement des lobes olfactifs chez les ouvriers est en relation avec les activités multiples et complexes de ces animaux. Il est important de noter que chez les soldats, qui sont dérivés des ouvriers les lobes olfactifs sont moins développés que chez ces derniers. THOMPSON et HOLMGREN avaient, eux aussi, remarqué chez les ouvriers le plus grand développement des lobes olfactifs.

La structure glomérulaire des lobes olfactifs est très évidente chez les ouvriers des diverses espèces examinées. Ces lobes sont composés de masses globuleuses ovales, ensembles de plexus formés par les ramifications des cellules nerveuses. Les nerfs antennaires, toujours bien développés, résultent de la réunion sous la forme d'un cône, de fibres des branches sensorielle et motrice.

Chez les ouvriers de Mastotermes, d' Anacanthotermes et de Microcerotermes, ces fibres se rejoignent avant leur sortie du cerveau ; chez les ouvriers d' Ancistrotermes et de Bellicositermes, elles se réunissent à leur point de départ du cerveau. Ces lobes occupent des positions relatives comparables chez les adultes et chez les nymphes de ces mêmes espèces et sont cependant relativement plus éloignés l'un de l'autre chez Microcerotermes que chez Mastotermes et Anacanthotermes. Ils sont plus éloignés chez les ouvriers de Microcerotermes que chez les sexués fonctionnels de la même espèce. Chez les Macrotermitinae ils sont également écartés l'un de l'autre à cause de la grande taille du cerveau. Chez les ouvriers d' Ancistrotermes et de Bellicositermes ils sont plus rapprochés l'un de l'autre que chez les sexués de la même espèce. Chez Mastotermes et Anacanthotermes, on observe la même disposition que chez les Macrotermitinae.

Les nerfs antennaires se forment de la façon habituelle, par la réunion des branches dorsale et ventrale. Les fibres des racines ventrales proviennent toujours des ganglions sous-oesophagiens.

TRITOCEREBRON

Les lobes tritébraux constituent toujours chez les ouvriers, comme chez les nymphes des diverses espèces envisagées, la partie la moins développée du cerveau. Ces lobes sont situés ventro-latéralement par rapport à l'oesophage chez Mastotermes et Anacanthotermes ; ils sont déplacés ventralement et très proches l'un de l'autre chez les ouvriers de Microcerotermes. Il en résulte que la commissure tritébrale (sous-oesophagien) s'est considérablement raccourcie. Chez Ancistrotermes et Bellicositermes, ces lobes sont situés ventro-latéralement par rapport à l'oesophage, mais sont assez proches des lobes olfactifs.

Les connectifs circumoesophagiens qui, nous le savons, rejoignent les lobes tritébraux au ganglion sous-oesophagien, sont plus longs chez les ouvriers de Microcerotermes que chez les ouvriers d'autres espèces, le ganglion sous-oesophagien étant éloigné du cerveau. Ces connectifs sont toujours constitués de grosses fibres parmi lesquelles sont incluses, nous l'avons vu, des fibres de la racine ventrale du nerf anténnaire.

SOLDATS .

La structure du cerveau des soldats est très voisine de celle des ouvriers. Cette ressemblance qui apparaîtra plus clairement quand nous aurons décrit la structure du cerveau des soldats, se comprend aisément si nous tenons compte des faits suivants : les soldats peuvent dériver des ouvriers par deux mues successives où encore les ouvriers et les soldats peuvent se différencier à partir du même stade larvaire (2ème pour Microcerotermes, 3ème pour Ancistrotermes et Bellicositermes (NCIROU 1955). Chez Anacanthotermes, comme l'a montré Mlle CLEMENT (1954), les soldats se forment à partir d'ouvriers du 2ème stade ou de stades ultérieurs.

Glande frontale

La glande frontale est absente chez Nasutotermes et chez Anacanthotermes ; chez les soldats de Microcerotermes, Ancistrotermes et Bellicositermes, elle est assez bien développée, mais, naturellement, n'atteint pas la même dimension que chez les soldats nasuti.

PROTOCEREBRON

La Masse Optique

La masse optique et les nerfs optiques des soldats sont, comme ceux des ouvriers, très réduits dans toutes les espèces examinées à l'exception d'Anacanthotermes. Chez cette dernière espèce, les soldats possèdent, comme les ouvriers, deux lobes optiques, la masse optique interne étant extrêmement réduite et indistinct de la masse protocérébrale. Chez les soldats d'autres espèces on ne trouve qu'une seule masse optique, très rarement une seconde très fortement réduite ; de plus le nerf optique n'est jamais bien développé et, les yeux sont rudimentaires. Chez les soldats de toutes les espèces examinées, comme chez les ouvriers, les ocelles et les nerfs ocellaires sont absents .

Le Corps Central

Chez les petits et les grands soldats des diverses espèces, le corps central a la même forme que chez les ouvriers et les nymphes (cf. p.). Il est toujours muni de deux tubercules. On n'observe que des différences de taille entre les espèces (cf. tableau p.)

Les Lobes Secondaires.

Les lobes secondaires possèdent, chez les soldats, des diverses espèces passées en revue, leur structure habituelle (cf. p.). Chez les soldats de certaines espèces ils sont plus nettement détachés du reste du protocérébron que chez les autres. Ainsi, chez Anacanthotermes, ils sont moins franchement séparés du protocérébron, chez Microcerotermes, au contraire, ils en sont nettement mieux individualisés. Chez les soldats d'Ancistrotermes et de Bellicositermes, ces lobes, quoique bien visibles, ne présentent pas de ligne de démarcation très nette avec le protocérébron .

DEUTOCÉRÉBRON

Les glomeruli antennaires sont constitués par les plexus de neurites des cellules nerveuses et sont de type normal (p.). Chez les petits et les grands soldats ainsi que les soldats blancs des diverses espèces examinées, ils sont toujours bien développés. Par leur position par rapport aux autres centres du cerveau, ils semblent aux ouvriers (cf.).

Le nerf antennaire formé par la réunion des branches dorsale et ventrale est bien développé chez les soldats de toutes les espèces examinées.

Pour l'étude des commissures et des connexions nerveuses nous renvoyons le lecteur à la description donnée à propos de Trinervitermes (page.). Ces connexions se retrouvent chez les nymphes des diverses espèces passées en revue. Nous nous bornerons à donner ici quelques précisions sur les connexions que diffèrent d'une caste à l'autre .

Une connexion fibrillaire réunit les lobes olfactifs et les lobes optiques (n° 3). Les faisceaux de fibres sont assez gros et nets chez les nymphes. Dans cette caste les fibres provenant de la masse médullaire interne s'associent à ces dernières. Chez les ouvriers et les soldats, la masse optique est très réduite et cette connexion est considérablement dégénérée : les fibres ne sont pas toujours visibles et, quand elles le sont, apparaissent beaucoup plus minces et moins nettes que chez les nymphes.

Chez les nymphes et les sexués il existe une connexion fibreuse entre la masse optique (médiane et interne) et le calyx externe (n° 10). L'arrêt du développement des lobes optiques dans les castes neutres entraîne l'atrophie de cette connexion : les fibres, très minces, ne sont pas toujours nettes.

CONCLUSION DE LA IIème PARTIE.

1) La structure du cerveau des nymphes et des sexués est assez constante et ne montre pas de modifications spectaculaires; d'autre part la structure du cerveau des castes neutres (ouvriers et soldats) est très voisine, l'une (soldats) pouvant dériver de l'autre (ouvrier) ou bien les deux castes étant capables de se différencier à partir du même stade larvaire (NOIROT 1955).

Les Hodotermitidae et les Nasutitermitinae (Termitidae) manifestent, dans la structure de leur cerveau les différences interspécifiques et intraspécifiques les plus grandes par rapport à un type moyen.

2) Chez les nymphes de toutes les espèces, la masse optique est bien développée ; la masse médiane étant toujours la plus grande, la masse interne la plus petite.

Chez les neutres de toutes les espèces examinées, à l'exception d'Anacanthotermes, la masse optique ainsi que le nerf optique sont réduits. Chez les ouvriers d'Anacanthotermes, les lobes optiques sont, cependant, développés mais on en observe seulement deux, la masse optique interne étant presque inexistante.

Chez les sexués âgés fonctionnels de Microcerotermes et Ancistrotermes, on observe une dégénérescence secondaire de l'œil et de la masse optique.

3) Les deux calices d'un même côté ne sont jamais complètement séparés, bien que chez Mastotermes, on discerne une tendance des calices à se séparer, résultat bien en accord avec celui de HANSTROM (1940)

4) Les racines antérieures et les racines postérieures, chez les Termites inférieures (Mastotermitidae et Hodotermitidae) ne présentent que de très faibles courbures ; les racines antérieures ne sont pas fortement tournées vers l'arrière à leur extrémité distale. Les racines postérieures chez les Hodotermitidae, sont pourvues de tubercules alors que chez toutes les autres espèces elles en sont privées. Chez les Termitidae (Microcerotermitinae et Macrotermitinae) les racines antérieures et postérieures, au contraire, présentent toujours des courbures plus ou moins marquées, les racines antérieures étant tournées vers l'arrière à leur extrémité distale.

5) Le corps central, chez les diverses castes de toutes les espèces en question, possède deux tubercules sur la face inférieure. Ces tubercules contrairement à l'opinion de THOMPSON (1916) ne font pas partie des corps pédonculés mais appartiennent au corps central.

6) Les lobes olfactifs sont bien développés chez toutes les castes des

diverses espèces envisagées. Ils sont reliés ; comme chez Trinervitermes à tous les centres importants du cerveau.

7) Les lobes tritocérébraux constituent la partie la moins développée du cerveau. Ces lobes sont plus éloignés du ganglion sous-oesophagien chez Microcerotermes que chez les autres espèces. Les connectifs circumoesophagiens par conséquent, sont plus longs chez cette espèce que chez les autres espèces.

TROISIEME PARTIE

DISCUSSION , RESUME , CONCLUSION

A - DISCUSSION

Comme nous l'avions indiqué dans notre introduction, notre connaissance de la structure du cerveau des Termites concernait principalement les Termites appelés primitifs, ne présentant pas de polymorphisme très accentué. Tel était le cas, par exemple de Leucotermes (Reticulitermes) flavipes étudié par THOMPSON (1916), et de Termopsis (Zootermopsis) nevadensis étudié par HANSTRÖM (1930). VON ROSEN (1913), lui aussi a choisi pour l'étude des organes visuels, Calotermes flavicollis et Reticulitermes lucifugus. Mais à l'exception de HANSTRÖM, pratiquement aucun auteur ne s'est intéressé aux connexions nerveuses du cerveau des Termites. Ces connexions ont été cependant étudiées chez les Abeilles par KENYON (1896), chez les Abeilles et les Fourmis par VOWLES (1955) et chez les Guêpes par VIALANES (1886) et JAWLOWSKI (1949). Nous avons donc trouvé nécessaire de choisir une large gamme d'espèces d'Isoptères pour établir une comparaison interspécifique et intra-spécifique de la structure du cerveau et relier celle-ci au polymorphisme.

Chez les nymphes et sexués des Termites les lobes optiques sont toujours bien développés ; chez les sexués fonctionnels, cependant, ils subissent une dégénérescence secondaire, comme il a été observé chez le roi de Microcerotermes et la reine d'Ancistrotermes. Dans les castes netutres (ouvriers et soldats) ces lobes sont très réduits sauf chez les Nodotermitidae où les neutres possèdent deux masses optiques au lieu de trois (p.). De trois masses optiques, comme l'a indiqué THOMPSON (1916) le lobe médian est toujours le plus développé, le lobe interne le moins développé.

La réduction des yeux, de la masse optique et des ocelles est plus poussée chez les ouvriers et les soldats de Termites que chez les ouvrières des Hyménoptères sociaux.

Tout au moins nous ne connaissons pas la structure du cerveau des Fourmis dont les ouvriers sont aveugles, par exemple Dorylinae.

Certains auteurs, notamment KOPEĆ (1922) et POWER (1942-43) ont réalisé d'intéressantes expériences sur l'interdépendance des lobes optiques et des ommatidies chez les Insectes. KOPEĆ a observé une dégénérescence des chiasmas

internes et externes et de la masse optique interne chez les larves de Lymantria dispar. L. , après suppression des disques imaginaires des yeux. Par des expériences de greff; il a montré que les yeux pouvaient se développer indépendamment du cerveau chez les Mites POWER a remarqué une réduction du nombre des ommatidies résultant d'une hypoplasie de la masse optique.

Comme chez d'autres Insectes sociaux, les corps pédonculés sont chez les Termites très bien développés. Les calices d'un même côté ne sont cependant jamais complètement séparés l'un de l'autre, comme l'avait remarqué HANSTROM (1940) tandis que chez les Hyménoptères sociaux et les Orthoptères, ils sont toujours nettement séparés. Dans le "mushroom body" de Reticulitermes flavipes, THOMPSON a découvert trois types de cellules de tailles différentes dans les calices. Chez toutes les espèces que nous avons, nous-même, examinées, ces cellules ou globuli sont de la même taille et sont parmi les plus petites cellules du cerveau. Le même auteur, a trouvé, chez componotus pennsylvanicus des cellules de trois tailles différentes sur un même plan du calyx. VOWLES (1955) qui a travaillé sur plusieurs espèces de Fourmis, dont Componotus pennsylvanicus n'a pu distinguer non plus des cellules de tailles différentes chez cette dernière espèce.

PANOV (1957) qui a étudié le développement des corps pédonculés chez les Abeilles, depuis l'éclosion de l'oeuf jusqu'à l'état adulte parle de trois groupes de globuli (sans indiquer des différences dans la taille des cellules). Les neurites des cellules qui se forment le plus tardivement occupent, d'après cet auteur, une portion plus centrale que les neurites des cellules qui sont apparues plus tôt. De plus, PANOV maintient que dans le neuropile du pédonculus dans les racines postérieures et les racines antérieures on peut distinguer des amas de fibres provenant de chaque groupe de globuli (conclusion n° 8). Chez les Termites, comme nous l'avons indiqué plus haut, les globuli sont tous de même taille et groupés en une seule masse grossièrement divisible en trois parties (p.). Les observations de cet auteur russe sont très significatives ; nous en rapprocherons nos propres résultats obtenus sur les Termites. Le pédonculus dans cette dernière caste, possède des fentes (photo) résultant de ce que les fibres provenant des globuli ne sont pas bien serrées et en même temps courbées vers l'extérieur. Nous avons distingué ces trois parties de globuli chez toutes les espèces de Termites que nous avons examinées ; leurs neurites, cependant, mis à part le cas des soldats nasuti, sont compacts.

KUHNLE (1913) chez Eutermes a décrit une connexion médiane entre les pédonculi de deux côtés, un véritable pont horizontal. Chez les diverses castes de toutes les espèces examinées, les pédonculi de deux côtés bien qu'ils s'inclinent l'un vers l'autre sur le plan médian, ne se joignent jamais. Ces résultats d'ailleurs concordent bien avec ceux de THOMPSON et HANSTROM.

VOWLES (1955) a étudié la structure et les connexions des corps pédonculés chez les ouvriers d'Abeilles et de Fourmis en utilisant des radiations à haute fréquence endommager les cellules (des corps pédonculés) et suivre la dégénérescence ultérieure. Il ne s'est pas attaché à comparer les différentes castes ou espèces. Il souligne que les calices et les "Alobes" (racine antérieure) reçoivent tout deux des fibres issus des centres sensoriels du cerveau, tandis que les "B lobes" (racine postérieure) envoient des fibres aux régions motrices. Il a suggéré que "in the functioning of the Corpora Pedunculata the excitations from the calyx and the A lobe will interact and that the excitation passing away the B lobe is the result of this interaction". Une telle hypothèse, basée seulement sur une étude histologique, n'est pas, comme il l'admet lui-même, suffisamment étayée : elle devra être confirmée par une étude physiologique.

Il est fréquent de voir plusieurs auteurs employer des termes différents pour décrire des structures identiques. Cela introduit une certaine confusion dans l'étude du système nerveux, d'autant plus que parfois ces auteurs ne connaissent pas exactement la terminologie employée par les autres. Nous avons eu recours dans notre exposé, aux termes les plus couramment utilisés et avons ajouté entre coranthes leurs synonymes avec les noms des auteurs correspondants. Cela nous a paru plus utile que de créer de nouveaux termes, comme l'a fait VOWLES qui dans un but simplificateur, inventa les termes de "A lobe" et de "B lobe" pour désigner respectivement les racines antérieures et les racines postérieures.

Le corps central est constitué, chez les Termites, d'une masse fibrillaire homogène, presque totalement dépourvue de cellules (p.). Comme nous l'avons indiqué par ailleurs, cette masse n'est pas subdivisée en huit masses secondaires, comme c'est le cas chez les Saltatoria, les Phasmidae, les Mantidae et les Blattidae (HANSTROM 1940). Dans quelques-unes des plus grosses espèces étudiées par nous, comme Bellicositermes natalensis et Trinervitermes tchadensis, nous avons décelé des structures glomérulaires ovales ou vaguement rondes, mais il nous fut difficile de compter leur nombre exact. Puisque ces structures n'apparaissaient

pas de façon constante, nous avons jugé inopportun de comparer les Isoptères aux Collembolés et aux Embioidae, chez lesquels, selon HANSTRÖM, le corps central est moins nettement divisé en huit parties.

Le corps central des Termites possède toujours, sur la face ventrale, deux tubercules. Ces tubercules qui furent confondus par THOMPSON (1916) avec les "Central body roots" appartiennent indubitablement, comme nous l'avons vu chez les diverses castes des différentes espèces examinées, au corps central et ne font jamais partie des corps pédonculés. HANSTRÖM (1930) a également décrit ces tubercules comme faisant partie intégrante du corps central. VOWLES (1955) a trouvé en expérimentant sur les Abeilles et les Fourmis, que la dégénérescence qui frappe les cellules des calices et les fibres qui en sont issues, n'atteint jamais les tubercules du corps central : celui-ci ne peut donc faire partie des racines postérieures.

Chez les Guêpes également, VIALLANES (1887) a décrit les deux tubercules du corps central.

Les lobes olfactifs et les glomeruli antennaires sont très bien développés et reliés par des connexions nerveuses à tous les centres importants du cerveau. L'étude de ces connexions suggère que ces lobes jouent peut-être, chez les Termites, un rôle plus important qu'on ne l'avait cru jusqu'alors. HOLMGREN (1909) a remarqué que ces lobes étaient plus développés chez les ouvriers que chez les autres castes. VON ROSEN (1913) chez Calotermes et chez Reticulitermes a signalé que ces lobes étaient plus développés chez les ouvriers que chez les sexués. THOMPSON (1916) a trouvé que ces lobes étaient mieux développés chez les ouvriers et les sexués de Reticulitermes flavipes que chez les soldats où ils sont relativement petits. PANOV (1959), étudiant le développement des lobes olfactifs chez Apis mellifera, a trouvé que les glomeruli antennaires, absents chez les larves, apparaissent le deuxième jour du stade nymphal. Le quatrième jour, ces glomeruli s'étendent sur toute la surface des lobes olfactifs. Ils sont formés, d'après cet auteur, par les ramifications très longues des neurites des cellules sensorielles, mais les dendrites des neurones d'association du Deutocérébron sont capables de conserver eux aussi une structure glomérulaire en cas de dégénérescence des cellules sensorielles avec lesquelles ils sont reliés.

Le nerf antennaire, bien développé, résulte de la réunion des racines dorsale et ventrale qui se produit à l'endroit où ce nerf sort du cerveau.

Nous avons toujours pu suivre les fibres (motrices) de la branche ventrale depuis le ganglion sous-oesophagien jusqu'aux glomeruli antennaires à travers les connectifs circumoesophagiens. JAWLOWSKI (1948) a trouvé que chez Vespa et

Periplaneta les fibres motrices du nerf antennaire provenaient également du ganglion sous-oesophagien. WHEELER a noté que chez les Abeilles des fibres provenant du ganglion sous-oesophagien se rendent non seulement aux lobes olfactifs mais que certaines fibres vont jusqu'aux corps pédonculés.

Chez les nymphes et les sexués des Termitidae les nerfs ocellaires, courts et épais, pénètrent dans le protocérébron entre le corps central et la commissure dorsale postérieure (ou pons cérébralis) près du cauliculus. Comme nous l'avions signalé chez Ancistrotermes (1959 a) la plupart des fibres de ces nerfs ocellaires se perdent dans les grandes cellules rondes situées près du lobe secondaire mais quelques-unes vont jusque dans les glomeruli antennaires. Cette liaison entre le lobe antennaire et les fibres des nerfs ocellaires n'avait pas été observée chez les Termites auparavant. Une telle connexion entre ces fibres, les glomeruli antennaires et même le ganglion sous-oesophagien, avait cependant été observée chez les Vespa Germanica L. par JAWLOWSKI (1948) : "There is a direct connection between the antennae and the ocellae tract and the sub-oesophageal ganglion".

Chez les Termites le polymorphisme affecte, les deux sexes. Les soldats et les ouvriers peuvent être aussi bien de sexe mâle que de sexe femelle (NOIROT, 1955) . Chez les Hyménoptères sociaux (Abeilles, Fourmis, Guêpes), le polymorphisme n'atteint que le seul sexe masculin (WHEELER, 1926).

R E S U M E E T C O N C L U S I O N S

I) Dans la première partie nous avons décrit en détail la structure du cerveau avec ses connexions nerveuses chez Trinervitermes tchadensis SJOSTEDT. Cette espèce fut choisie en raison de son très haut degré de polymorphisme. Nous avons entrepris une étude comparative de la structure du cerveau des diverses castes en rapport avec le polymorphisme.

Chez les soldats nasuti, du fait de l'énorme développement de la glande frontale, le cerveau a subi une torsion et basculé ventro-latéralement ; d'où la modification importante de ses trajets nerveux. Ainsi, les pédonculi sont courbés vers l'extérieur, au lieu d'être inclinés vers le plan médian, et leurs fibres n'étant pas très serrés, ils présentent des fentes ; de plus, les racines antérieures ou cauliculi sont très fortement courbées vers l'arrière à leur extrémité distale tandis que les racines postérieures dessinent un "S". A ces quelques particularités des soldats nasuti, s'ajoutent une réduction considérable des lobes optiques et une absence d'ocelles que l'on note également chez les ouvriers.

Une étude des connexions nerveuses a révélé que les lobes olfactifs, bien développés dans les diverses castes de Trinervitermes, étaient reliés à tous les centres importants du cerveau. L'analyse quantitative nous a montré que les lobes olfactifs étaient plus développés chez les ouvriers que chez les nymphes et plus chez celles-ci que chez les soldats.

II) La deuxième partie est consacrée à l'étude comparative du cerveau et de ses connexions nerveuses fibrillaires chez les diverses castes des espèces suivantes.

- 1) Famille des Mastotermitidae : Mastotermes darwiniensis FROMATT.
- 2) Famille des Heterotermitidae : Anacanthotermes ochraceus BURMEISTER !
- 3) Famille des Termitidae : Microcerotermes edentatus WASSMANN
(Micerotermitinae)
Ancistrotermes latinotus SILVESTRI et
A. Crucifer SJOSTEDT (Macrotermitinae)
Bellicositermes natalensis HAVILAND
(Macrotermitinae)

Ces espèces, représentant des types variés de Termites, n'avaient jamais été examinées auparavant, à l'exception de Mastotermes darwiniensis. Nous avons traité principalement des différences interspécifiques de la structure du cerveau et des différences intraspécifiques en rapport avec le polymorphisme ;

pour tout détail nous renvoyons le lecteur à la première partie (Trinervitermes tchadensis).

La structure du cerveau est très semblable d'une part chez les nymphes et les sexués, d'autre part chez les ouvriers et les soldats.

La masse optique bien développée chez les nymphes de toutes les espèces examinées ici, subit une dégénérescence secondaire chez les sexués fonctionnels comme nous l'avons observé chez le roi de Microcerotermes et la reine d'Ancistrotermes : en effet, la masse optique se développe souvent complètement chez les nymphes du dernier stade, puis ne s'accroît guère plus quand celles-ci subissent la mue imaginale. Parmi les fibres post-rétiniennes issues de l'oeil chez les nymphes et les sexués, deux faisceaux ou paquets de fibres sont plus distincts que les autres. Ils se rattachent dorsalement et ventralement à la masse médullaire externe ; nous les avons nommés respectivement "le faisceau dorsal optique" et "le faisceau ventral optique".

Les nerfs ocellaires, courts et épais, bien développés chez les nymphes et les sexués des Termitidae, pénètrent dans le protocérébron entre le corps central et la commissure dorsale postérieure près du cauliculus. La plupart de leurs fibres se perdent parmi des cellules rondes près des lobes secondaires, mais quelques-unes d'entre elles se rendent aux glomeruli antennaires. Cette liaison entre le lobe antennaire et les fibres des nerfs ocellaires fut observé ici pour la première fois chez les Termites.

Les deux calices d'un même côté ne sont jamais complètement séparés l'un de l'autre chez les Termites. Chez Mastotermes, comme l'a indiqué HALSTRÖM (1940) on a observé une tendance des calices à se séparer, mais, là encore, ils sont associés par une paroi commune. Chez toutes les espèces, les globuli sont constitués de cellules de même taille ; ceci est contraire à l'opinion de THOMPSON qui, chez Reticulitermes, décrit trois types de cellules de taille différente.

Dans les castes neutres (ouvriers et soldats), la masse optique et les nerfs optiques sont toujours réduits ; Anacanthotermes, chez qui les ouvriers et les soldats possèdent deux lobes optiques, le lobe interne étant réduit et indistinct du cerveau, représente une exception à cette règle.

Les ocelles et les nerfs ocellaires sont également absents chez les ouvriers et les soldats des diverses espèces envisagées.

Les racines postérieures chez les ouvriers et les soldats d'Anacanthotermes sont pourvues de tubercules apicaux. Ces tubercules situés au voisinage des tu-

bercules du corps central, sont distincts de ces derniers.

A ces ressemblances s'ajoute une similitude du plan général et des diverses parties du cerveau (forme des racines antérieures chez Microcerotermes par exemple.) chez les castes neutres. Ceci s'explique à la lumière du fait que, chez les Termitidae, les soldats peuvent dériver des ouvriers où encore ces deux castes peuvent se différencier à partir du même stade larvaire (2ème pour Microcerotermes, 3ème pour Ancistrotermes, Bellicositermes et Trinervitermes (NOIROT 1955)). Chez les Hodotermitidae le cycle ressemble à celui des Termites supérieurs ; les soldats dérivent des ouvriers du 2ème stade ou de stades ultérieurs (CLEMENT 1956) d'où la similitude du cerveau de ces deux castes.

Nous soulignons que, en dépit de cette parenté anatomique, les ouvriers et les soldats diffèrent considérablement par leur comportement, les ouvriers s'adonnant à des travaux plus compliqués (construction de nid, soin du couvain, etc.) que les soldats (défense).

Le corps central, de structure homogène, possède toujours deux tubercules qui n'appartiennent nullement aux corps pédonculés, comme l'a prétendu THOMPSON (1916). Nos observations rejoignent celles de HANSTROM (1930) sur Termopsis nevadensis et de VOWLES (1955) sur les Hyménoptères (Abeilles et Fourmis).

Chez les diverses castes des espèces passées en revue ici, les lobes olfactifs sont toujours bien développés et reliés à tous les centres importants du cerveau. Cela nous a incité à émettre l'hypothèse que ces lobes jouent, chez les Termites, un rôle plus important qu'on ne l'avait supposé jusqu'alors.

Les nerfs antennaires sont formés par la jonction des racines dorsales (sensorielle) et ventrale (motrice) ; les fibres de la racine ventrale sont issues du ganglion sous-oesophagien. Ce ganglion envoie également des fibres au corps central.

Les images de grande taille, Ancistrotermes et Bellicositermes, ont été particulièrement favorables à l'étude des commissures et des connexions nerveuses, (décrit à propos de Trinervitermes).

Ce sont les Hodotermitidae et les Nasutitermitidae (Termitidae) qui manifestent les différences interspécifiques et intraspécifiques les plus grandes de la structure du cerveau par rapport à un type moyen.

III) Dans la troisième partie de ce travail, nous avons comparé nos résultats portant sur le cerveau des Termites à ceux d'autres auteurs, ayant traité les uns au cerveau d'Insectes sociaux (Abeilles, Fourmis et Guêpes), les autres au cerveau d'Insectes voisins des Termites (Blattes, etc.)

B I B L I O G R A P H I E -----

- BADEN (1936) - Embryology of the nervous system in grasshopper, Melanoplus differentialis (Acrididae, Orthoptera) Journ. Morph. 60
- BERLESE (1905, 1908) - Gli Insetti
- BONNEVILLE, P. ((1936) - Recherche sur l'anatomie microscopique des Termites (Thèse, Clermont- Ferrand et Arvenia biologica 15)
- BORDES (1900) - Contribution à l'étude du système nerveux sympathique sous-intestinal ou stomatogastrique des Orthoptères. Bull. Sci. Fr. et Belg. 33.
- BRANDT, E. (1876) - Anatomical and morphological Researches on the nervous system of Hymenopterous Insects. Ann. & Magz. of Natur. Hist. Vol.XIII 4.serie
(1879) - Recherches anatomiques et morphologiques sur le système nerveux dans les Insectes. C.R. IXXXIX pp. 475-477.
(1880) - Recherches sur l'anatomie comparée du système nerveux dans les divers ordres de la classe des Insectes. C.R. X C I pp. 935-937.
- BRETSCHNEIDER F. (1913) - Der Centrialkörper und die pilzförmigen Körper im Gehirn der Insekten. Zool. Anz. Leipzig 41.
(1913) Über das Gehirn und das Gedächtnis der Küchenschabe. Natur. Wochenschr. Jena 28 (Orthoptère)
(1914) Über die Gehirne der Küchenschabe und des Mehlkäfers. Jen. Zeitschr. Naturw. 52.
(1914) Über die Gehirne des Goldkäfers und Lederlaufkäfers. Zool. Anz. 43.
- BRUN (1923) - Vergleichende Untersuchung über Insektengehirne, mit besonderer Berücksichtigung der pilzhutförmigen Körper. Schweiz. Arch. Neurol. Psych. 13.
(1932) - Zur Frage der sog. Ocellarglomeruli und der efferenten Verbindungen der pilzhutförmigen Körper (Corpora pendunculata) des Insektengehirns, speziell bei den sozialen Hymenopteren. Zool. Anz. 97.
- DENIS (1926) - Notes sur les Aptérygotes. Sur les rapports du ganglion frontal avec le système nerveux central chez Anurita. maritima Bull. Soc. Zool. Fr. 51
- DIETL M.J. (1876) - Die Organisation des Arthropodengehirns. Zeitschr. Wiss. Zool. 27.
- DUJARDIN J. (1850) - Mémoires sur le système nerveux des Insectes Ann. des Sci.Natur.Zool. (3e série) 14.

- DUPONT-RAABE (M.) 1952 (a) - Neurosécrétion chez les Phasmids.
Bull. soc.Zool.Fr. 77. 2.3.
1951 (b) - Etude morphologique et cytologique du
cerveau de quelques Phasmids.
Bull. soc. Zool.Fr. 76.5.6.
- EHNEBORN K (1948) - Studies on the Central and Synaptic nervous
system and some sense organs in the head of Neuropter-
oid Insects.
Opuscula Entomologica, supplementum 8.
- GRASSE P.P. (1937) - Recherche sur la systematique et la biologie
des Termites de l'Afrique Occidentale Française.
Ann. Soc. ent. de Fr. 106.Vol. C VI.
(1946) - Sociétés animales et effet de groupe.
Experientia Vol. 2
(1949) - Ordres des Isoptères - Traité de Zoologie,
Anatomie, systématique et Biologie.
Tom. IX Masson Edit. Paris.
(1952-b) - Le polymorphisme des Termites et la
détermination des castes. Trans. IXe Int.Cong.Ent.Vol.I
- GRASSE P.P. et NOIROT Ch.(1946-b) - Le polymorphisme social du Terme
à cou jaune (calotermes flavicollis E).
C.R. Ac.Se. 223 (929-931)
(1947) - Ibid(calotermes flavites F.) Ibid.224(219-221)
- GRASSI-SANDIAS (1893) - Costituzione e sviluppo della società dei
Termitidi osservazioni sive loro costumi Catania.
- HALLER (1905) - Über den allgemeinen Bauplan des Tracheatensyncerebrums.
Arch.mikr. Anatomie. 65.
- HANSTRÖM (1930) - Über das Gehirn von Termopsis nevadensis und Phyllium
pulchrifolium nebst Beiträgen zur Phylogenie der corpora
pedunculata der Arthropoden.Zeitsch.morph. ökol.19.
(1940) - Inkretorische Organe, Sinnersorgane und Nervensystem
des Kopfes einiger niedriger Insektenordnungen.
Kungl. Sv.vet.Akad. Hdl. Stockholm(3) 18no.8
- HARRISON, R.G. 1935 - The origin and development of the nervous system
studied by the method of experimental embryology.Proc.
Roy.soc. London.
Serie B. Vol. 118.
- HEGS E. (1922) - Les Termites. Louis DESMET - VERTENEUIL - BRUSSELS.
- HILL (1924) - Notes on Nastotermes darwinianus Froggatt (Isoptera)
Proc.R.soc. Victoria, N.S. Melbourne 37.
- HILTON W.A. (1936) - The nervous system and sense organs.
Journ.Ent. and Zool. 28 (2)
(1937) - Nervous system, summary of Brain.
Journ.of Ent. and Zool. Vol. 29. No 4
- HOLMGREN H. (1909) - Termitenstudien -1- Anatomische Untersuchungen.
Kungl. sv.vet.Akad.Holl. 44 No.3

- JANET (1899) - Sur les Nerfs céphaliques, les corpora allata et le Tentorium de la Fourmi (*Myrmica rubra*) Ext. des Mem. de la Soc. Zool. de France.
- JAWLOWSKI, H (1934) - Beitrag sur Kenntnis des Baues der corpora pedunculata einiger Hymenoptera. Fol.Morph.Warszaua, 5.
(1936) Über den Genirnbau der Käfer. Zeitsch.Morph.ökel.32
(1948) Studies on the Insect. Brain
Ann.univ.m.curiesklodowsk.Lublin (C)3
- JONESCU (1909) - Vergleichende Untersuchungen Über das Genirn der Honigbiene. Jena Zeitsch.Naturwiss.45.
- JÖRSCHKE (1914) - Die Facettenaugen der Orthopteren und Termiten. Zeitsch.Wiss.Zool. 3
- KENYON, C.R. (1896) - The brain of the bee.-Jour.of comp. Neurol. 6
(1896) - The meaning and structure of the so called "Mushroom bodies" of the hexapod brain. American naturalist 30.
- KOPEC, S. (1922) Mutual relationship in the development of the brain and eyes of Lepidoptera. Journr.of Expt.Zool. 36.
- KÜNNLE (1913) - Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn, die Kopfnerven und die Kopfdrüsen des gemeinen Ohrwurms (*Forficula auricularia*). - Jena Z. Naturw. 50.
- MALMSTEN (1939) - über das Genirn von *Mantis religiosa*. Acad.Univ.lund(N.J.) Adj.2.Bd.35.no 3.
- NESBITT, H.H.J. (1941) - A comparative morphological study of the nervous system of the orthopoda and related orders. Ann.Ent.soc.Amer. Columbus 34.
- NEWTON, E.T. (1879) - On the brain of the Cockroach *Platta orientalis* Journr.Mic.sci.Vol. 19.
- NOIROT Ch. (1955) - Recherches sur le polymorphisme des Termites supérieurs (Termitidae). Ann. des Sci.Nat. 11e série I.
- NOWIKOFF (1932) - über den Bau der Komplexaugen von *Periplaneta (stylopyga) orientalis*. Jena. Zeitsch. Naturw. 67.
- NOYES (1930) - The peripheral sense organs in the termite *Termopsis angusticollis*. Univ. of calif. Pub. Zool.33.
- PACKARD A.S. (1881) - The brain of the Locust. Amer. Nat. XV pp. 285-302
Brain of the embryo. and young Locust. L.C. pp.372-379
- PANOV A.A. (1957) - Development of the Mushroom bodies in the brain in larval and pupal phase. (En russe) Revue d'Entomologie d'U.R.S.S. Vol. XXXVI,2 pp 269-284.
(1959) - On the problem of Glomerular Structure formation of Neurophyle of the olfactory lobe of the Insect brain. (En Russe)(Ibid)tom. XXXVIII p.775-777 (Apis mellifica L.)

- (1959) - Structure du Cerveau chez les Insectes dans les développements post-embryonnaires. II - Le corps central (En Russe (Ibid) vol . XXXVIII pp.301-311.
- (1960) - Structure du cerveau chez les Insectes dans les développements post-embryonnaires (En Russe)- III - Lobes optiques. Vol. XXXIX pp.86-105.
- PFLUGFLDER (1938) - Untersuchungen über die histologischen Veränderungen und das Kernwachstum der corpora allata von Termiten. Zeitsch. Wiss. Zool. 150.
- PIETSCHKE A. (1911) - Das Gehirn der Ameise. Jen. Zeitsch. und Naturw., vol. 47.
- POWER, M.E. (1943) - The effect of reduction in numbers of ommatidia upon the brain of Drosophila melanogaster. Journ. of. exp. Zool. vol. 94.
- REITZENSTEIN, V.W. -(1905)-Untersuchung über die Entwicklung der Stirnagen von Periplaneta orientalis und Clöen. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Vol. 21.
- RICHARD, G. (1950) - Le phototropisme du Termité à cou jaune et ses bases sensorielles : Ann. Sc. Nat. Zool. IIe serie XII
- ROSEN, BARON V. (1913) - Studien am schorgan der Termiten nebst Beiträgen zur Kenntnis des Gehirns derselben. Zool. Jahrb. Jena Abt. f. Anat. 35.
- SANCHEZ (1933) - Contribution à la connaissance de la structure des corpus fungiformes (Calices) et de leurs pédicules chez la blatte commune (Stylopyga- Blatta-orientales) Tra. lab.Rech. Biol. univ. Madrid 28.
- SCHARRER, B(1941) - Neurosecretory Cells in the Central nervous system of Cockroach. - J. Comp. Neur., 74
- SNODGRASS R.E. (1926) The morphology of Insect sense organs and the sensory nervous system. Smiths Mise. Coll. Washington 77 no. 8.
(1935) Principles of Insect morphology. Mc. Graw.-Hill Book company- New-York and London
(1956) Anatomy of the Honey bee. Comstock publishing Associates. Ithaca, New-York
- STUTINSKY, F. (1952) - Etude de l'innervation du complexe rétrocérébral de quelques Insectes. Bull. Soc; Zool. Fr. Paris 77.
- THOMPSON C.B. (1913) - A comparative study of the brains of the three genera of ants. Journ. comp. Neur. 23.
(1916) - The brain and the frontal gland of the castes of the "white ant" Journ. Comp. Neuro. 26.
(1922) - The castes of Termopsis. J. of morph. and. phys. 36.

- VIALLANES (1887) - Etude histologique et organologique sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés.
Ann. Sci.Nat. Zool. 6e série 18.
- (1887) - La structure du cerveau des Orthoptères.
Bull.Sc.phil. Paris 7e série XI
- (1887) - Sur la structure interne du cerveau de la guêpe (*Vespa vulgaris* et *V.crabo*).
Ann. des sc.Nat. 7e série-2.
- (1887) - Le cerveau du Criquet (*Oedipoda caerulea*) et *caloptenus italicus*)
Ann.Sci. Nat.(7) Zool. 4
- VOWLES, D.M. (1955) - The structure and connection of the corpora Pedunculata in bees and ants.
Quat. Journ. of micr. sci. London 96.
- (1955) The functions of the Corpora Pendunculata in Bees and Ants.
Brit.Journ. Anim. Behav. London 2 - 116.
- WHEELER W.M. (1913) - Ants their structure, development and behaviour.
Columbia university Press-New-York.
- WILSON, E.O. (1935) - The origin and evolution of polymorphisme in Ants.
- ZAWARZIN, A. (1912) Histologische Studien über Insekten.
Ile Die optischen Ganglien der Aescña-Larven.
Zeitsch.Wiis.Zool.100
- ZIEGLER, H.E. (1912) - Das Gehirn der Insekten.
Natur. Wochensch. Jena.27.
- ZUBERI, H.A. (1959) - Sur l'architecture du cerveau d'Ancistrotermes latinotus Silvestri et de A. Crucifer.
Sjöstedt (Isoptères) C.R. Acad.Sci.tom 248 pp 288-291
- (1959-b) - La structure du cerveau de Trinervitermes tchadensis Sjöstedt en rapport avec le polymorphisme
Ibid Tom. 248 pp. 3341-3343.
- (1960) - Sur quelques particularités de la structure du Cerveau chez Anacanthotermes ochraceus Burmeister (Isoptère) - Ibid - Tom 250 pp. 3506-3508
- (1960-b) - Etude comparative de la Structure du Cerveau des Termites -
XIe Congrès international d' Entomologie -Vienne (sous presse).

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

L'hypermétamorphose chez les Insectes.

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 24 avril 1961.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

J. PÉRÈS.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

JEAN SARRAILH.

